АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVIII

9

СЕНТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1963 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чл.-корр. АН СССР *А. А. Авакян*, *Н. А. Аврорин*, акад. ВАСХНИЛ и акад. АН УССР *П. А. Власюк*, *П. А. Генкель* (зам. главного редактора), *Л. В. Кудряшов*, *М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), *С. С. Прозоров*, *В. И. Разумов*, *К. А. Соболевская*, *Б. А. Тихомиров*, *А. А. Шахов*, чл.-корр. АН СССР *Б. К. Шишкин*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора)

EDITORIAL BOARD

A. A. Avakyan, *N. A. Avrorin*, *P. A. Henckel* (Associate Editor), *L. V. Kudryashov*, *M. V. Kultiassov*, *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *S. S. Prozorov*, *V. I. Razumov*, *K. A. Sobolevskaya*, *A. A. Shakhov*, *B. K. Schischkin*, *B. A. Tikhomirov*, *P. A. Vlassiuk*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor)

Адрес редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

Индекс 581.824 : 582.619

М. Ф. Данилова

О ПРИНЦИПАХ СТРОЕНИЯ ПРОВОДЯЩЕГО АППАРАТА ПРОРОСТКОВ ДВУДОЛЬНЫХ

С 8 рисунками

(Получено 26 III 1963)

Первичная структура проводящего аппарата растений уже более ста лет находится в центре внимания анатомов, не переставая быть дискуссионной проблемой. Основные черты строения проводящей системы складываются еще в процессе дифференциации зародыша, а затем при прорастании семени и на первых этапах развития проростков. Простой на первый взгляд вопрос о ходе дифференциации проводящих тканей в проростке, решающийся в конечном счете путем обычного визуального микроскопического исследования, оказался неожиданно предметом горячей дискуссии, в которой приняли участие крупнейшие анатомы мира.

Надо отдать должное усилиям Комптона (Compton, 1912), О. Н. Радкевич (1947), Дюшеня (Duchaigne, 1950), Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1956), В. К. Василевской (1959), а также ряда других исследователей, взявших на себя обобщение трудно обозримой мировой литературы и очертивших наиболее важные и спорные пункты. Наличие обзорных работ избавляет нас от необходимости давать детальный исторический очерк развития представлений по разбираемому вопросу. Ограничимся лишь кратким изложением основного его содержания, чтобы определить задачи собственных исследований.

Со времени Негели (Naegeli, 1858) предстал как факт, нуждающийся в объяснении, различный характер расположения и дифференциации первых элементов в корне, с одной стороны, и листостебельном побеге — с другой. Чередование групп ксилемы и флоэмы по всему кругу центрального цилиндра при центрипетальной дифференциации ксилемы отмечается как характерная особенность первичной структуры корня, в отличие от стебля и листовых органов, где центробежная ксилема расположена по одному радиусу с флоэмой. Взаимное расположение групп ксилемы и флоэмы у основания семядолей, в гипокотиле, а у некоторых растений и у основания корня, носит характер промежуточный, переходный между корнем и стеблем, в связи с чем эта часть растения получила название «зоны перехода корня в стебель». Как уточняет Эзау (Esau, 1953), у большинства двудольных переход происходит в сущности между корнем и семядолями, в то время как эпикотиль имеет прямую связь с корнем.

Морфологическое значение «зоны перехода» и способ, которым осуществляется своеобразная переориентация в расположении ксилемных элементов на протяжении участка корень—гипокотиль—семядоли, и составляет предмет столь продолжительной дискуссии. Уже в XIX в. были сформулированы три основных теории перехода корневой структуры в стеблевую, которые в том или ином виде продолжают разрабатываться до последнего времени. Исследования Негели положили начало первой теории «подгонки», или «контакта», двух принципиально различных проводящих систем проростка: корневой системы, с одной стороны, стеблевой и листовой — с другой. Вторая теория разработана Ван Тигемом (Tieghem, 1891); она исходит из идентичности проводящих пучков в стебле и корне; различная ориентация ксилемы в этих органах объясняется поворотом и расщеплением пучков по пути их следования из стебля в корень (или, наоборот, из корня в стебель). Наконец, третья — теория «эволюции сосудов» Шово (Chauveaud, 1911) рассматривает различные типы размещения сосудов по отношению к флоэме как отдельные этапы онтогенеза проводящей системы проростка, отражающие определенные ступени эволюции проводящего аппарата в филогенезе растений.

Современные исследователи рассматривают вопрос на новой фактической основе; все три теории, сформулированные классиками анатомии растений со временем

сильно видоизменились, обогатились новыми идеями, но не были приведены к согласованию. Это удивительное обстоятельство само по себе нуждается в объяснении. Сто лет почти непрерывных исследований, связанных с именами блестящих анатомов, и в итоге — непрекращающаяся дискуссия, несколько противоречащих одна другой теорий, масса нюансов в освещении проблемы. Чем объясняется столь пристальное внимание к теме и в чем причина такого озадачивающего результата? На первую часть вопроса ответить сравнительно нетрудно: в выяснении закономерностей дифференциации первичных анатомических структур — ключ к пониманию многих сторон индивидуального развития растений как морфологических, так и физиологических; начальные этапы онтогенеза привлекают внимание филогенетиков, стремящихся найти в индивидуальном развитии растений отражение исторических этапов эволюции растительных организмов (Chauveaud, 1911; Sahni, 1925; Козо-Полянский, 1937; Boureau, 1939; Тахтаджян, 1943, 1954; Bertrand, 1947). Но в различии аспектов, определяющих содержание проблемы, и кроется, по нашему мнению, основная причина разногласий и споров между исследователями. Тот или иной метдологический подход неизменно вносил элемент предвзятости в решение спорных вопросов. Все морфологические теории, выдвинутые на протяжении двух столетий для объяснения природы органов, нашли свое отражение в теоретических построениях анатомов, связанных с анализом структуры проводящего аппарата проростков. В русле «железной триады» органов развивается вначале первая гипотеза, утверждающая абсолютное различие анатомической структуры корня и стебля, контактирующих в зоне перехода. Фитонистические взгляды Годишо и разработанная на их основе теория листовых следов послужили теоретической базой для нового варианта гипотезы «контакта» — представления о триадах, развиваемого Льежской школой (Грави с учениками). Во взглядах Ван Тигема нашел выражение основной принцип кауломной теории — принцип общего плана строения тела растения. Внедрение в ботанику биогенетического закона вызвало к жизни концепцию эволюции сосудов Шово.

Надо сказать, что анатомические теории «зоны перехода» обнаружили значительный консерватизм. Многие общие представления морфологов о природе тела растения давно уже утратили свое значение, а анатомы до сих пор продолжаютобсуждать преимущества той или другой концепции, объясняющей различие в расположении проводящих тканей в разных органах. Правда, в сравнительно недавней работе французский анатом Дюшень (Duchaigne, 1950) сообщил о том, что творец классической теории Ван Тигем в конце своего жизненного пути признал преимущества теории Шово, отказавшись от своей концепции. Так же, по сообщению Дюшеня, за два года до смерти, переменил свои взгляды Бертран, выступив с признанием концепции Шово. Впрочем, если судить по последней работе Бертрана (Bertrand), вышедшей в свет в 1947 г. («Les vegetable vasculaire»), это признание было неполным: он отмечает ценность только онтогенетического аспекта теории Шово, отвергая филогенетические его построения, как исходящие из ложных предпосылок. Вместе с тем защитники взглядов Шово под напором критики сдали важнейшие свои позиции. Так, Дюшень в упомянутой работе заявляет, что он освобождает проблему от всех филогенетических заключений, так как данные палеоботаники еще очень отрывочны для серьезного изучения эволюции проводящей системы. Приведенное высказывание многое меняет в отношении всей проблемы, определяя ее как проблему исключительно онтогенетическую. Этим в огромной степени умаляется значение всех построений Шово, ибо именно благодаря своей эволюционной направленности эти построения завоевали симпатии многих исследователей, а вместе с тем вызвали и ожесточенную критику. Что касается критики, то ее арсенал становится безусловно менее мощным, если проблему ограничить рамками онтогенеза: сразу же отпадает ряд важных аргументов против теории Шово. Вместе с тем решение многих вопросов, более или менее удовлетворительно объясняемых Шово на основе филогенеза, наталкивается на еще большие трудности при их рассмотрении в чисто онтогенетическом плане. И на эти вопросы мы не нашли ответа в работах Дюшеня и других представителей школы Шово.

К чему сводятся постулаты теории Шово? Он выделяет три последовательные фазы развития проводящей системы растения, характеризующиеся относительным расположением флоэмы и ксилемы: 1) фаза чередования флоэмных и ксилемных групп («alterne»), 2) промежуточная фаза («intermédiare»), 3) фаза расположения ксилемы и флоэмы по одному радиусу (фаза «superposé»). Эти фазы сменяют друг друга во времени. Наиболее полно они представлены в корне двудольного растения. По мере подъема вверх по гипокотилю — в семядоли и эпикотиль — наблюдается так называемое базифугальное ускорение в развитии сосудов, сокращение и выпадение первых фаз: сосуды «alterne» перестают дифференцироваться, а вместо них возникают сосуды «superposé», являющиеся филогенетически более поздним образованием. Отбросив филогенетическую разновозрастность в качестве критерия для разграничения сосудов «alterne» и «superposé», Дюшень пытается найти другие критерии, позволяющие характеризовать эти две группы сосудов как различные по природе образования. Он предлагает два таких критерия: 1) морфологический — гомогенность ксилемы «alterne» и гетерогенность первичной ксилемы «superposé»; 2) онтогенетический — ксилема «alterne» дифференцируется прямо из промеристемы, а первичная ксилема «superposé» — лишь пройдя стадию предварительных клеточных делений. Последний критерий выдвигал также в свое время Беккерель (Becquerel, 1913). Отсутствие тождества сосудов

«alterne» и «superposé» Дюшень считает основным доводом против теории Ван Тигема. К сожалению, оба вышеупомянутых критерия не обоснованы фактически и, как мы покажем далее, находятся в противоречии с современными данными. Дюшень выдвигает также доводы против теории «контакта»: корень, стебель и листья проростка не имеют, по его мнению, специфических для каждого из этих органов крибро-васкулярных структур. Существует один общий тип строения проводящего аппарата, онтогенез которого претерпевает эволюцию. Это утверждение основывается на следующих фактах. У разных растений центрипетальные сосуды «alterne» обнаруживаются на разных уровнях: только в корне (*Cucurbitaceae*), в корне и гипокотиле (*Calendula*), в корне, гипокотиле и основании семядолей (у многих растений). Протяженность зоны перехода является, таким образом, неодинаковой у разных групп растений. Это дает Дюшеню повод для отрицания специфики структуры проводящего аппарата отдельных органов. По нашему мнению, это заключение находится в глубоком противоречии с фактическим положением дела. На каком бы уровне не осуществлялась перестройка проводящего аппарата, все же остается несомненным принципиальное различие в расположении первичных проводящих элементов в корне, с одной стороны, и в семядолях и эпикотиле, с другой. Проводящая система растений, единая по своей природе, связывает органы различного функционального значения, что безусловно накладывает свой отпечаток на структуру проводящих тканей отдельных органов. Этот очевидный факт не может игнорироваться при обсуждении вопросов морфологии проводящего аппарата.

По мнению Дюшеня, общим законом онтогенеза проводящей системы покрытосеменных является установленное Шово чередование этапов, из которых начальным является дифференциация центрипетальных сосудов «alterne». Там, где они есть, они появляются всегда первыми. Тот факт, что сосуды семядолей, по своему положению «superposé», могут дифференцироваться одновременно или даже раньше сосудов «alterne» корня, объясняется Дюшенем вслед за Шово действием базифугального ускорения. Смысл же последнего в рамках онтогенеза невозможно истолковать, если не привлечь данные физиологии (Bertrand, 1947). Но физиологическая интерпретация неизменно приводит к признанию специфики в строении проводящего аппарата различных органов и наличия «перехода», в то время как Дюшень объявляет все это иллюзией. Отказ от филогенетических экстраполяций не освобождает, таким образом, теорию эволюции сосудов от натяжек и допущений. В то же время ограниченная рамками онтогенеза эта теория выглядит явно обедненной.

Нельзя не согласиться с Дюшенем, что имеющийся палеоботанический материал не позволяет серьезно ставить вопрос о восстановлении полной картины эволюции проводящего аппарата покрытосеменных от предковых форм; но до сих пор считалось возможным на основании сравнительного анализа различных групп ныне живущих растений определять основные направления эволюционного процесса. В связи с этим вполне закономерными являются попытки ряда авторов (Thomas, 1907; Chauveaud, 1911, и др.) отметить прогрессивные и анцестральные черты в структуре проводящего аппарата двудольных. Вместе с тем закономерно поставить вопрос о пересмотре некоторых выводов этих авторов на основе новых фактических данных, к чему призывал в свое время Бертран (Bertrand, 1947). Отчетливо высказывался по этому поводу также Н. С. Воронин (1957).

В предыдущем изложении мы уделили много внимания работе Дюшеня. Она подвела в свое время черту под длительной дискуссией, была встречена с большим удовлетворением и явилась как бы последним словом в данной проблеме (Boureau, 1952). Однако и эта работа не убеждает в полной справедливости теории Шово даже в ее онтогенетическом аспекте (Grandin et Pitot, 1962).

Как мы пытались показать, некоторые выводы Дюшеня нуждаются в критическом пересмотре. Остаются нерешенными и требуют дальнейшего обсуждения следующие важные вопросы: 1) о физиологическом значении своеобразного размещения проводящих тканей в различных органах; 2) о последовательности дифференциации элементов ксилемы и флоэмы в проростке и так называемой «эволюции сосудов» в онтогенезе; 3) о природе элементов первичной ксилемы «alterne» и «superposé»; 4) об оценке филогенетического значения таких признаков строения стелы покрытосеменных, как чередование групп протоксилемы и протофлоэмы.

Разработке отдельных вопросов, как перечисленных выше, так и других, связанных с развитием проводящего аппарата растений, посвящена серия работ советских анатомов, опубликованных в последние годы (Воронин, 1945, 1956, 1957; Кондратьева-Мельвиль, 1956, 1959, 1961; Василевская, 1959, 1960, 1961а, 1961б; Тамамшян и Денисова, 1959; Шилова, 1962, и др.).

Тем не менее представляется целесообразным обсудить поставленные выше вопросы в одной работе, чтобы уяснить в общих чертах современное состояние проблемы в целом.

Материал и методика исследования

Обсуждение поставленных вопросов связано с освещением наиболее общих, свойственных всем группам двудольных растений, черт строения проводящего аппарата проростков. И с этой точки зрения любое растение из двудольных может быть взято в качестве примера. Однако, как показывает изучение литературных данных, не все виды растений одинаково удобны для указанных целей. Так, например, у бобовых, особенно у гипогеальных форм, отмечается значительное своеобразие в анатомических признаках «переходной зоны», хотя и не связанное с нарушением общего плана строения, но создающее дополнительные трудности для ее интерпретации. У тыквоцветных «переход» совершается очень быстро — уже в основании корня, что также представляет собой отклонение от обычного типа «переходной зоны», простирающейся, как правило, от основания корня до основания семядолей. Изучение ряда видов представляет серьезные методические трудности в связи с очень быстрым или очень замедленным темпом развития проводящих тканей на первых этапах. Изучив проростки нескольких видов двудольных (*Vicia ervilia*, *Helianthus annuus*, *Celosia cristata*, *Paeonia arborea*, *Panax ginseng*, *Acer catartica* и др.), мы решили взять для детального анализа *Lycopersicon esculentum* Mill.; это во всех отношениях очень удобный объект, позволяющий в деталях изучить все стадии развития проводящего аппарата в проростках. Для изучения начальных стадий развития семена проращивались в чашках Петри, а более поздние стадии изучались на проростках, выращенных в ящиках с хорошо удобренной почвой в условиях оранжереи. Материал фиксировался смесью Навашина (хромацето-формол), промывался и обезвоживался по общепринятой методике. После пропитывания парафином изготовлялись микротомные препараты. Применялись различные способы окрашивания (гематоксилин по Делафильду, генциан-виолет, сафранин+ +водный синий). Зарисовки производились с помощью рисовального аппарата системы Аббе.

Результаты исследования

Наиболее развитыми в зародыше томатов являются семядоли и гипокотиль. Между семядолями заключен небольшой конус апикальной меристемы, отчетливо дифференцированный на двуслойную тунику и корпус.

В семядолях и гипокотиле наклюнувшегося семени (48 часов после замачивания) отмечаются уже явные признаки начавшейся дифференциации тканей в прокамбии. Прежде всего становятся заметными флоэмные группы по более интенсивному окрашиванию мелких клеток, делящихся в различных направлениях.

У 5-дневного проростка дифференциация проводящих тканей отмечается во всех органах как во флоэмной, так и в ксилемной частях. В кончике корня, на расстоянии нескольких десятков микрон от апикальной меристемы, в центральном цилиндре можно видеть оформленные группы клеток, составляющие протофлоэму и располагающиеся на двух полюсах в межсемядольной плоскости. Дифференциация элементов флоэмы на каждом из протофлоэмных полюсов начинается с образования материнской клетки первой ситовидной трубки, возникающей под перициклом в результате предшествующего деления одной из субперициклических клеток прокамбия (рис. 1, *1*). Материнская клетка вместе с окружающими ее крупными мало вакуолизированными клетками, выделяющимися на препарате более густой окраской, составляют характерную группу, обрамленную с внутренней стороны более мелкими клетками; эти клетки вытянуты в тангенциальном направлении и делятся тангенциальными перегородками, образуя инициалы метафлоэмы и камбия (рис. 1, *1*).

В центральном сегменте поперечного среза корня также можно заметить признаки начавшейся дифференциации. По диаметру в семядольной плоскости выделяется цепочка клеток, упирающаяся концами в перицикл. При этом клетки, примыкающие непосредственно к перициклу, делятся периклинально, они мелкие, заполнены густой плазмой, имеют округлые ядра, одним словом, находятся еще в меристематическом состоянии, не обнаруживая никаких признаков дифференциации. Глубже лежащие клетки значительно крупнее, сильно вакуолизированы и больше не делятся. Рано вступившие на путь дифференциации крупные клетки в центре прокамбиального тяжа представляют собой материнские клетки метаксилемы, в то время как более мелкие, прилежащие к перициклу клетки — инициалы сосудов протоксилемы. Дальнейшая их дифференциация идет ускоренным темпом, и сосуды протоксилемы оказываются сформированными раньше, чем заканчивается дифференциация в метаксилемной части (рис. 1, *2*). После дифференциации двух-трех сосудов, расположенных под перициклом и формирующихся одновременно, строгая центрипетальная последовательность в созревании элементов ксилемы большей частью нарушается. Как видно из рис. 1, *3*, некоторые сосуды, расположенные ближе к периферии, «пропускают очередь», запазды-

вая в дифференциации, а глубже лежащие клетки метаксилемы дифференцируются раньше.

Дальнейшие изменения на флоэмных полюсах сводятся к прогрессирующему увеличению инициалов метафлоэмы по сторонам от центральной группы протофлоэмы с единственной ситовидной трубкой. Такая структура сохраняется на всем протяжении корня до его основания. В метафлоэме, по сторонам от протофлоэмных групп, дифференцируются ситовидные трубки, что обеспечивает непрерывную связь проводящих элементов флоэмы. По мере удаления от кончика корня происходит нарастание числа дифференцированных элементов метафлоэмы. Переход к гипокотилю характеризуется дальнейшим усилением клеточных делений на флоэмных полюсах. В межсемядольной плоскости деления клеток распространяются внутрь, к центру корня, давая начало внутренней флоэме. На этом уровне медианные протофлоэмные группы

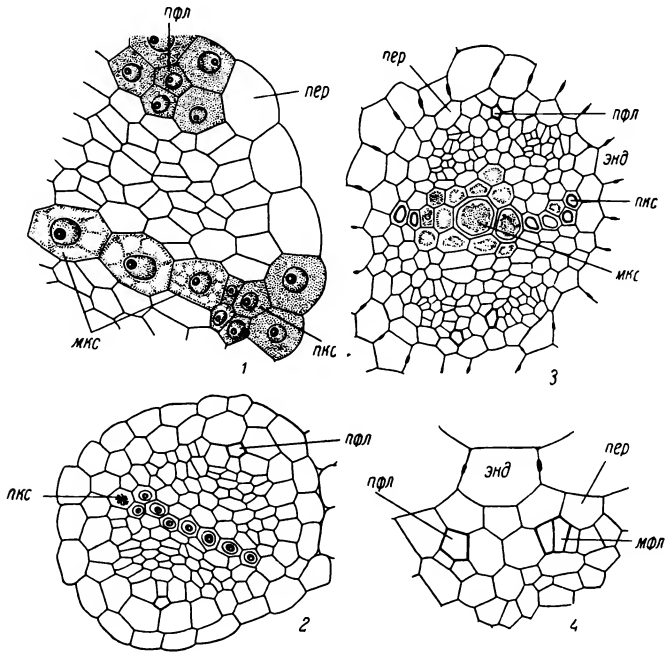


Рис. 1. Последовательные этапы дифференциации тканей в корне *Lycopersicon esculentum* Mill. (*1—4*).

пкс — протоксилема; *мкс* — метаксилема; *пфл* — протофлоэма; *мфл* — метафлоэма; *пер* — перицикл; *энд* — эндодерма.

перестают прослеживаться. Соответствующие им по положению участки ткани паренхиматизируются (рис. 1, *4*).

Рис. 2 дает представление об изменениях в расположении дифференцированных элементов проводящего аппарата проростков от основания корня до основания семядолей. На протяжении небольшого участка семядольного узла изменяется расположение сосудов протоксилемы по отношению к перициклу: они дифференцируются здесь во все более глубоких слоях прокамбия, постепенно смещаясь к адаксиальной стороне семядольного листа. Одновременно наблюдается сужение паренхимного просвета между отдельными пучками метафлоэмы. Выше семядольного узла — в основании семядолей — обе группы флоэмы сливаются, полоса делящихся камбиальных клеток становится сплошной, сосуды протоксилемы окончательно смещаются на адаксиальную сторону. Средняя жилка семядоли становится, таким образом, одним пучком, имеющим обычную для листовых органов двудольных коллатеральную структуру.

Более последовательно изменение в положении сосудов протоксилемы показано на схематическом рис. 3, фиксирующем серию срезов семядольного узла. Как можно видеть, самый первый, центральный сосуд постепенно углубляется, отходя от перицикла и смещаясь к адаксиальной стороне. Появляющиеся в основании семядолей первые сосуды будущих коллатеральных пучков сначала располагаются несколько ближе к адаксиальной стороне, по сравнению с центральным сосудом, затем все сосуды «выстраиваются» по одной линии, и, наконец, центральный сосуд становится эндархным, а более поздно дифференцирующиеся сосуды располагаются кнаружи от него.

Изменение положения элементов протоксилемы по отношению к перициклу показано также на рис. 2, *8*, изображающем продольный срез проростка томата на той же

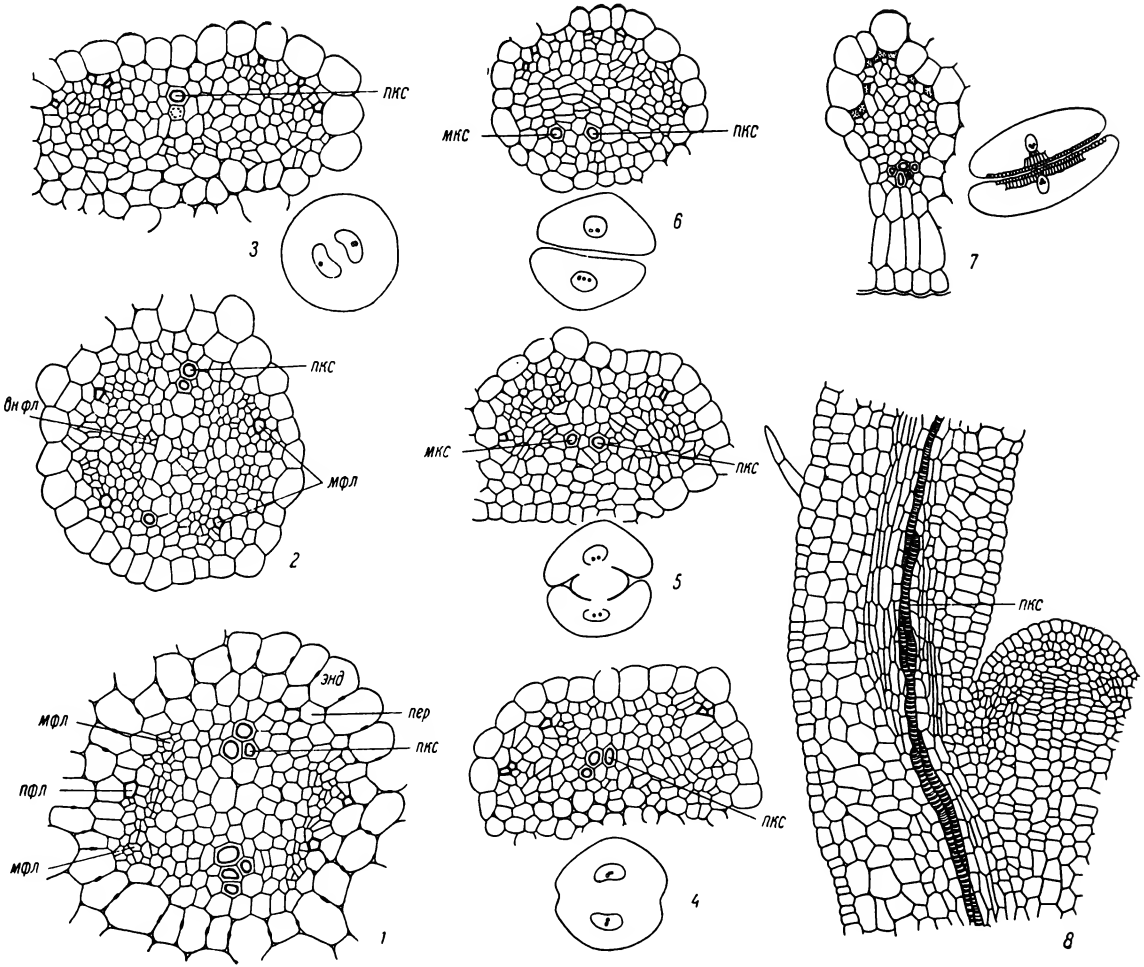


Рис. 2. «Переходная зона» 5-дневного проростка *Lycopersicon esculentum* Mill.

Последовательные срезы от основания корня к семядолям: *1* — основание корня (дифференцированы элементы прото- и метафлоэмы и протоксилемы); *2* — средняя зона гипокотиля; *3* — основание семядольного узла; *4* — семядольный узел, средняя часть; *5* — верхняя часть семядольного узла; *6* — основание семядолей; *7* — основание семядолей на более высоком уровне; *8* — продольный разрез через середину проростка в семядольной плоскости. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

стадии развития. Мы видим постепенное смещение цепочки первых сосудов к адаксиальной стороне семядоли при сохранении непрерывности этой цепочки.

Следующая стадия — 10-дневные проростки. На всем протяжении корня, гипокотиля и семядолей отмечается дальнейшая дифференциация элементов ксилемы и флоэмы. На поперечном срезе (рис. 4, *1*) корня мы видим сплошную цепочку сосудов, пересекающую корень по диаметру. Две группы сосудов на концах этого диаметра, разобщенные на предыдущей стадии, соединяются теперь крупными сосудами метаксилемы. По выходе из основания корня расположение элементов в центральном цилиндре начинает меняться (рис. 4, *2*). В центре оси, с двух сторон от еще непрерывной цепочки сосудов метаксилемы, дифференцируются группы клеток внутренней флоэмы. Сосуды метаксилемы начинают дифференцироваться центробежно — в стороны от протоксилемы, которая продолжает занимать то же положение под перициклом, между флоэмными группами, отделяясь от них широкими просветами. Несколько выше в гипокотиле центральная часть органа вообще освобождается от сосудов. Здесь среди паренхимы дифференцируются только группы внутренней флоэмы. Сосуды метаксилемы располагаются по сторонам от протоксилемных групп. В верхней зоне гипокотиля все проводящие ткани отодвигаются разрастающейся центральной паренхимой к периферии центрального цилиндра (рис. 4, *3*). Так же как и на предыдущей стадии, протоксилема постепенно углубляется, смещаясь на адаксиальную сторону, на протяжении семядольного узла (рис. 4, *3*—*7*). Параллельно с этим изменением в положении протоксилемы происходит сужение паренхимной перемычки, разделяющей два обособленных пучка метафлоэмы, и, наконец, слияние этих пучков.

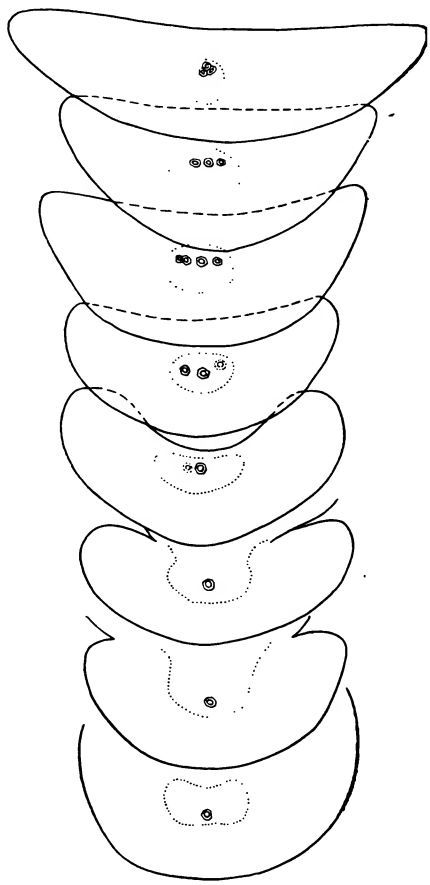


Рис. 3. Серия последовательных срезов семядольного узла проростков 5-дневного возраста.

Фаза 17-дневных проростков. На этой стадии заканчивается формирование всех первичных элементов флоэмы и ксилемы и отчетливо выступают характерные особенности их взаимного расположения. На всех уровнях проростка от кончика корня до верхушек семядолей наблюдается увеличение числа зрелых сосудов метаксилемы. Наибольшее число сосудов развивается в основании корня (рис. 5, *1*). В верхних зонах гипокотиля и в семядольном узле число сосудов уменьшается и вновь возрастает в семядолях несколько выше их основания. В корне и гипокотиле вплоть до семядольного узла сосуды протоксилемы дифференцируются под перициклом, а в семядольном узле наблюдается их постепенное «углубление», смещение на адаксиальную сторону. Сосуды метаксилемы, в корне располагающиеся внутрь и по сторонам от цепочки первых сосудов протоксилемы, в гипокотиле и в семядольном узле располагаются по сторонам от протоксилемных элементов, а в основании семядоли все первичные элементы «выстраиваются» на одном уровне с сосудами протоксилемы (рис. 5, *4*). Группа сосудов протоксилемы, благодаря окружающим ее клеткам паренхимы более или менее изолированная в гипокотиле от метаксилемных элементов, выше семядольного узла непосредственно контактирует с сосудами метаксилемы. В семядолях, несколько выше их основания, когда группы флоэмы сливаются и средняя жилка становится единым пучком, сосуды располагаются уже в два яруса (рис. 5, *6*) благодаря центробежно дифференцирующимся сосудам метаксилемы.

На всех уровнях проростка на этой стадии выступает «пучковая» структура проводящих тканей. Группы метаксилемы и метафлоэмы сохраняют примерно одинаковую ориентацию по отношению к центру оси (флоэма — наружу, ксилема — внутрь), [1] а также одинаковое направление дифференциации отдельных элементов. В корне и в основании семядолей обособленные в гипокотиле коллатеральные пучки сливаются попарно. В семядолях сближение пучков осуществляется постепенно путем уменьше-

[1] Внутренняя флоэма здесь нами не учитывается.

ния паренхимной перемычки между ними. При этом сосуды протоксилемы, расположенные в паренхиме между коллатеральными пучками, постепенно дифференцируются во все более глубоких слоях прокамбия до полного смещения их на адаксиальную сторону.

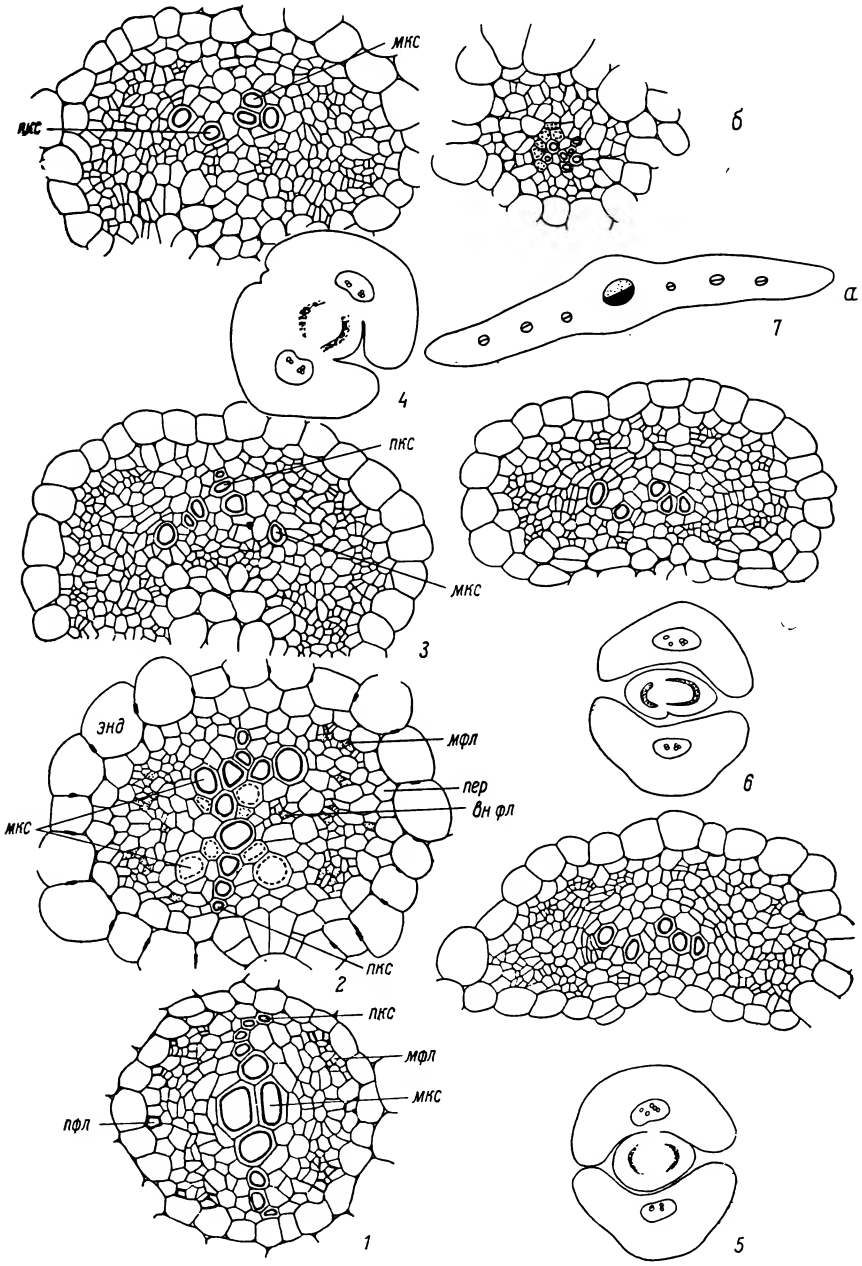


Рис. 4. «Переходная зона» проростков 10-дневного возраста.

1 — корень, зона корневых волосков; *2* — основание корня; *3* — основание семядольного узла; *4—5* — семядольный узел; *6* — основание семядолей; *7* — семядоля несколько выше основания (*а* — схема поперечного среза семядоли, *б* — средняя жилка); *вн. фл* — внутренняя флоэма. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Следующая зафиксированная на рис. 6 стадия характеризует проростки 30-дневного возраста. На всем протяжении проводящих пучков наблюдается дифференциация элементов так называемой вторичной ксилемы, отложенной камбием. В основании корня и нижней зоне гипокотиля (рис. 6, *1—3*) число сосудов, как и на предыдущей стадии, наибольшее, в верхней зоне гипокотиля и в семядольном узле (рис. 6, *4—7*) число их

уменьшается. Так же примерно распределяются зоны камбиальной активности: в основании корня и в ближайших к нему участках корня и гипокотиля активность камбия наибольшая; в средней и тем более в верхних зонах гипокотиля деятельность

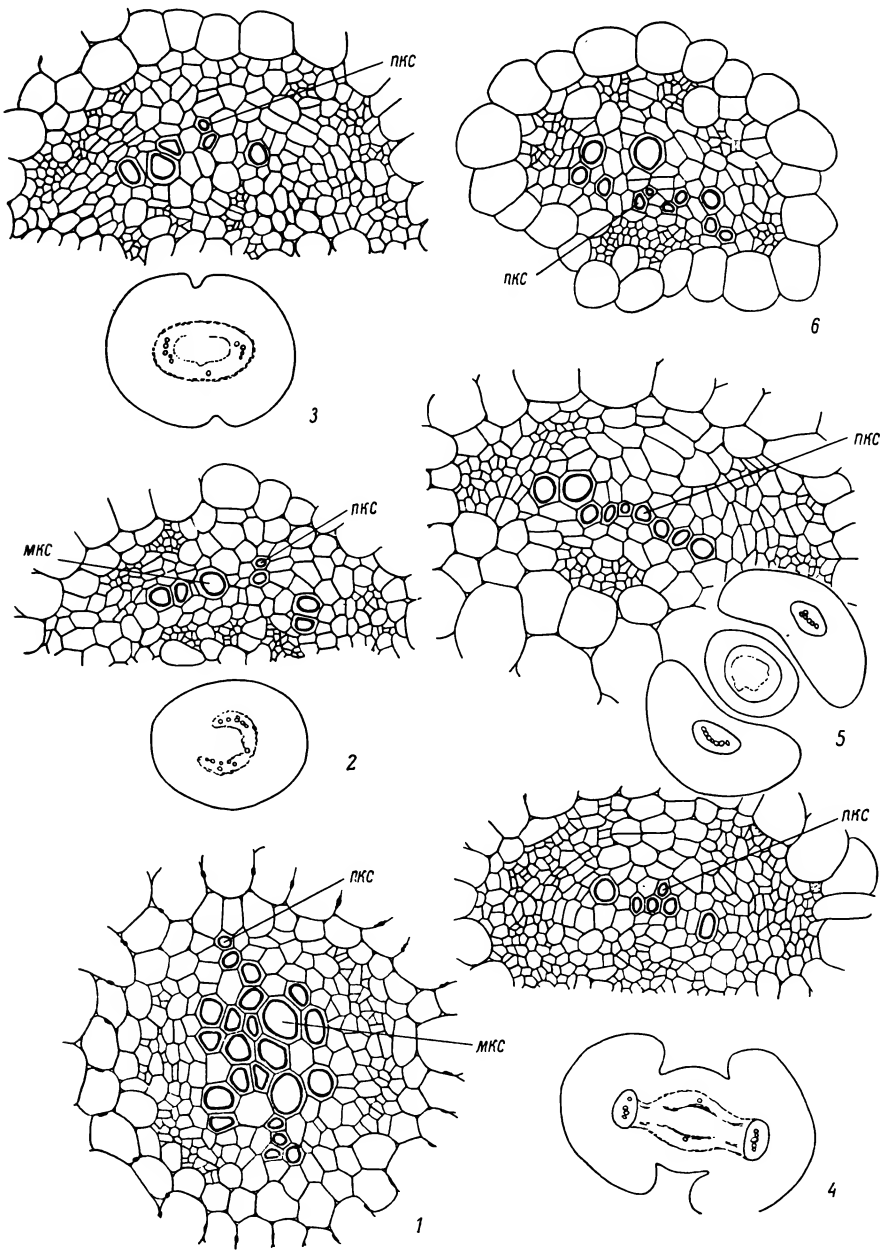


Рис. 5. «Переходная зона» проростков 17-дневного возраста.

1 — основание корня; *2* — верхняя часть гипокотиля; *3* — основание семядольного узла; *4* — средняя зона семядольного узла; *5* — основание семядолей; *6* — семядоля несколько выше основания. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

камбия понижена. В корне и нижней зоне гипокотиля клетки перицикла над сосудами протоксилемы делятся, образуя несколько рядов паренхиматизирующихся клеток, отделяющих протоксилему от наружного слоя перицикла. В средней и верхних третях гипокотиля клетки перицикла, расположенные против лучей протоксилемы, не делятся. Здесь сосуды протоксилемы по-прежнему прилегают к перициклу (рис. 6, *3—4* и рис. 7). В семядольном узле (рис. 6, *5—7*) соотношения тканей мало меняются по сравнению с предыдущей стадией.

Характерно, что у проростков месячного возраста на всех уровнях в корне и гипокотиле мы находим еще группы сосудов протоксилемы. В корне эти сосуды не обнаруживают никаких деструктивных изменений, а в гипокотиле и в основании семядолей

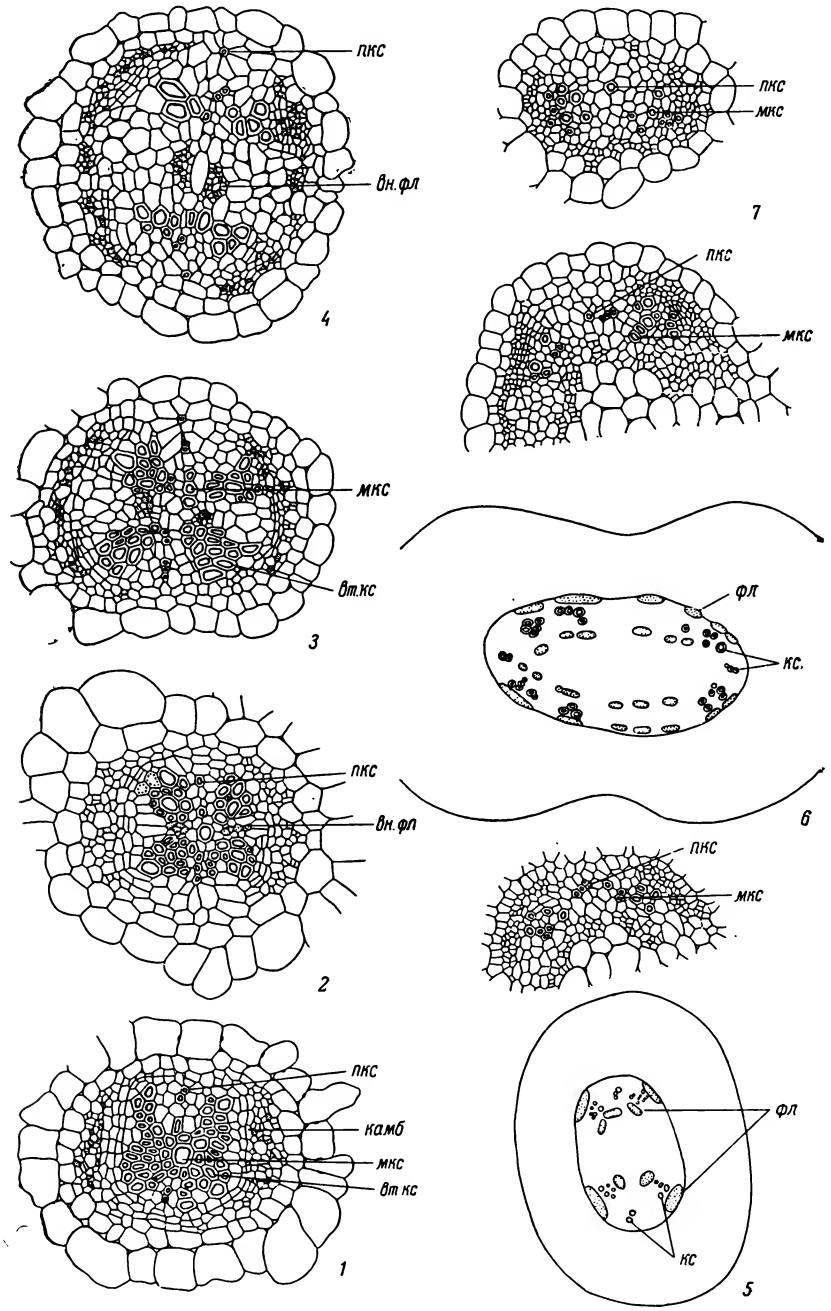


Рис. 6. «Переходная зона» проростков 30-дневного возраста.

1 — основание корня; *2—3* — нижняя зона гипокотиля; *4* — средняя зона гипокотиля; *5—7* — семядольный узел; *камб* — камбий; *фл* — флоэма; *вн. фл* — внутренняя флоэма; *кс* — ксилема; *вт. кс* — вторичная ксилема. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

можно отметить признаки их разрушения. Отдельные членики сосудов совершенно резорбируются; в результате у некоторых экземпляров проростков цепочка сосудов протоксилемы на данной стадии становится разорванной, и эта группа сосудов утрачивает свое функциональное значение.

На этой стадии особенно характерной чертой структуры гипокотиля является сильное развитие паренхимной ткани. В гипокотиле клетки паренхимы, занимающие центральную часть органа и отделяющие сосуды протоксилемы от коллатеральных пучков, в 5—8 раз больше в поперечнике, чем соответственные клетки в основании корня (рис. 8).

Мы уже отмечали для предыдущей стадии, что паренхимные клетки в гипокотиле отделяют первые сосуды протоксилемы от сосудов метаксилемы. В то же время дифференцирующиеся первыми сосуды метаксилемы могут быть отделены паренхимой от более поздно созревающих элементов мета- и вторичной ксилемы, объединенных в пучки. Расположение освободно разбросанных в паренхиме сосудов прото- и метаксилемы отнюдь не является стереотипным для всех изученных экземпляров проростков (ср. рис. 7 и 8). Однако у всех проростков мы находим в гипокотиле один или несколько сосудов, располагающихся непосредственно под перициклом. В основании семядолей продолжение этих сосудов можно обнаружить лишь в более глубоких слоях паренхимы, разделяющей пучки, которые составляют среднюю жилку семядолей. Сосуды метаксилемы, расположенные в корне по одному радиусу с протоксилемой, в гипокотиле отходят от средней линии, сближаясь с коллатеральными пучками. В конце концов, в основании семядолей на средней линии в окружении паренхимы остаются один-два сосуда, остальные сближаются с сосудами метаксилемы коллатеральных пучков. При дальнейшем уменьшении паренхиматизации в основании семядолей происходит сближение пучков, и сосуды протоксилемы, занявшие эндархное положение, также оказываются в непосредственном контакте с метаксилемой пучков. Таким образом, расположение центрипетальных сосудов во многом зависит от разделяющей их паренхимы. Уменьшение разрастания паренхимы приводит к сближению отдельных сосудов. Благодаря этому часть более поздно дифференцирующихся сосудов вливается в пучки; свободными в основании семядолей остаются немногие, самые первые сосуды протоксилемы, занимающие постепенно все более глубокое положение.

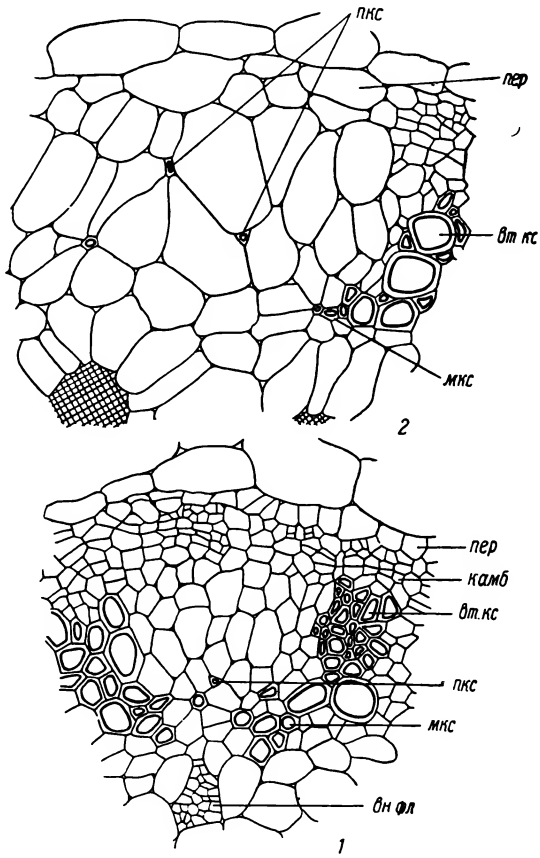


Рис. 7. Нижняя (*1*) и верхняя (*2*) зоны гипокотиля проростков 35-дневного возраста.

Обозначения те же, что и на рис. 6

Подведем краткий итог изложенных выше фактических данных по развитию структуры проводящего аппарата проростков *Lycopersicon esculentum* Mill.

Все первичные элементы проводящего цилиндра дифференцируются из прокамбия, находящегося до этого в состоянии активных клеточных делений. В корне раньше всего приостанавливаются деления в центральной части органа: материнские клетки будущей метаксилемы прежде других вступают на путь дифференциации. Однако закладывающиеся непосредственно под перициклом сосуды протоксилемы, дифференцируясь в ускоренном темпе, созревают раньше сосудов метаксилемы. Сформировавшиеся первыми сосуды протоксилемы образуют непрерывную цепочку, тянущуюся от верхушки семядоли до кончика корня. Располагаясь в корне и гипокотиле непосредственно под перициклом, сосуды протоксилемы смещаются в семядольном узле на адаксиальную сторону. Это изменение в по-

ложении протоксилемы совершается на небольшом участке семядольного узла, но все же более менее плавно, благодаря изменению направления дифференциации клеток прокамбия: клетки, ближайшие к перициклу, паренхиматизируются, а в сосуды дифференцируются глубже лежащие клетки. Каждый новый членик сосуда возникает в более глубоких слоях прокамбия. Окончательное смещение сосудов протоксилемы на адаксиальную сторону совпадает с исчезновением паренхимной перемычки между двумя половинками прокамбиального тяжа. Наблюдение продольного хода дифференциации проводящих тканей позволяет констатировать, что почти вся цепочка сосудов протоксилемы дифференцируется почти одновременно в семядолях, гипокотиле и основании корня. Запаздывание в дифференциации отдельных члеников не является значительным. В апикальной части корня, нарастающей за счет деления клеток, дифференциация тканей центрального цилиндра осуществляется соответственно позже. Морфологически весь тяж протоксилемы как в корне, так и в семядолях является однородным и состоит из сосудов со спиральными утолщениями.

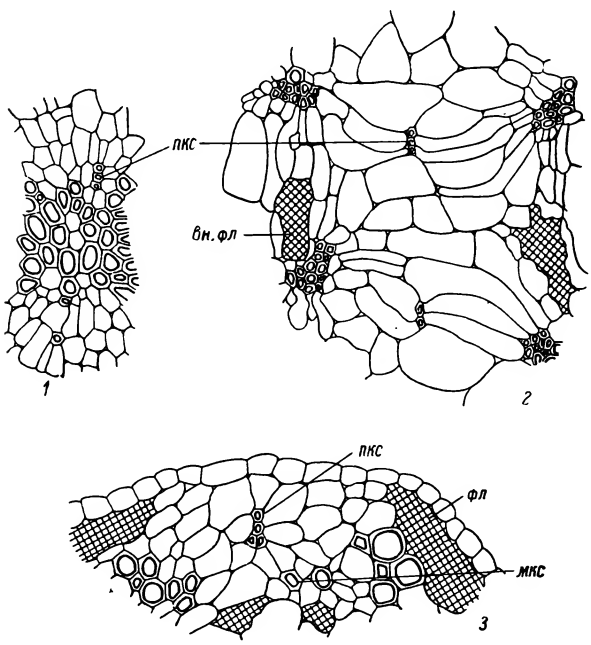


Рис. 8. Различные зоны проростка 35-дневного возраста.

1 — основание корня; *2* — средняя часть гипокотиля, *3* — верхняя часть гипокотиля. Остальные обозначения те же, что на рис. 6.

Локализация первых элементов протоксилемы определяет ход последующей дифференциации проводящих тканей в прокамбии. В корне элементы метаксилемы дифференцируются внутрь от занимающих крайнее положение в стеле сосудов протоксилемы, а в семядолях, наоборот, дифференциация метаксилемы идет в центрифугальном направлении от эндархных сосудов протоксилемы. В гипокотиле расположение элементов метаксилемы в значительной мере определяется развитием центральной паренхимы, отодвигающей к периферии весь комплекс проводящих тканей. В связи с этим здесь метаксилема дифференцируется большей частью по сторонам от сосудов протоксилемы, занимая вместе с тем более глубокое положение в центральном цилиндре. В семядольном узле сосуды метаксилемы постепенно «подтягиваются» к протоксилеме, оказываются на одном уровне с нею, а затем переходят в экзархное положение.

Протофлоэма возникает в корне под перициклом в межсемядольной плоскости, чередуясь с протоксилемой. Группа клеток, относящаяся к протофлоэме, является исключительно производным апикальной меристемы корня. Уже в нижней зоне гипокотиля клетки прокамбия, соответствующие по положению протофлоэме, обнаруживают иной, чем в корне, характер дифференциации.

На некотором расстоянии от кончика корня, по сторонам от протофлоэмных групп, дифференцируются элементы метафлоэмы. Метафлоэмные группы прослеживаются далее на всем протяжении проростка, сохраняя

одинаковое положение по отношению к сосудам метаксилемы и образуя с ними коллатеральные пучки. Относительное расположение тканей отчетливо выступает в развитых проростках, еще сохраняющих во всех частях элементы прото- и метаксилемы. На такой стадии развития проростка от основания корня до семядольного узла тянутся четыре коллатеральных пучка, включающие группы флоэмы и ксилемы, разделенные камбием. Каждая семядоля получает по два таких пучка, постепенно сближающихся друг с другом в семядольной плоскости, до полного исчезновения паренхимной перемычки между ними и образования единого пучка, составляющего среднюю жилку семядоли. В корне коллатеральные пучки также сливаются в межсемядольной плоскости, но здесь в контакт вступают пучки от разных семядолей. Объединившиеся между собой пары пучков контактируют в центре корня ксилемными частями.

Группы сосудов протоксилемы в гипокотиле составляют как бы отдельные независимые пучки, располагаясь свободно в паренхиме, удерживая свое место под перициклом. В семядолях и корне они вступают в непосредственный контакт с метаксилемой коллатеральных пучков, занимая в семядолях эндархное, в корне — экзархное положение. В связи с деятельностью перицикла и образованием сплошного камбиального кольца вокруг ксилемы сосуды протоксилемы в корне на более поздних стадиях отодвигаются от перицикла и занимают все более глубокое положение в центральном цилиндре. Непосредственно над этими сосудами развиваются так называемые сердцевинные лучи, связывающие центральную часть корня, занятую сосудами первичной ксилемы, с корой. Никаких флоэмных элементов не развивается в семядольной плоскости напротив протоксилемных групп. Ксилема «имеет выход» непосредственно к перициклу, минуя флоэмную часть. Пространственное разделение флоэмы и ксилемы в корне при сохранении непосредственного контакта той и другой ткани с корой имеет место на всех стадиях развития органа и составляет наиболее характерную черту строения центрального цилиндра корня, в отличие от надземных органов.

Обсуждение результатов исследования

Обеспечение непосредственного контакта флоэмы и ксилемы с корой является, по-видимому, определяющим моментом при формировании структуры корня как адсорбирующего органа. Попытки привлечь функциональный принцип для объяснения структуры проводящего аппарата в различных органах были сделаны в свое время Штерксом (Sterckx, 1900), Бонье (Bonnier et Sablon, 1901), Комптоном (Compton, 1912), Габерландтом (Haberlandt, 1924) и др. Бонье отмечал важность расположения первых сосудов корня под перициклом, т. е. в самых наружных слоях клеток, слагающих центральный цилиндр, для осуществления всасывающей функции корня и, наоборот, целесообразность коллатерального расположения проводящих тканей в листе, при обращении ксилемы к верхней стороне.

Особое значение появления в процессе эволюции корня экзархной ксилемы в корне как приспособления к осуществлению функции водоснабжения подчеркивает Н. С. Воронин (1945). Габерландт указал также на целесообразность чередующегося расположения флоэмы и ксилемы в корнях высших растений в связи с образованием боковых корней.

Очевидно, что эти положения в такой общей форме остаются правильными до настоящего времени, хотя знания о функциональной роли органов, в частности корня, неизмеримо возросли. По современным представлениям корень — не только орган абсорбции и передвижения веществ, но и орган синтеза многих важнейших соединений (Сабинин, 1949; Ратнер, 1958; Курсанов, 1960; Колосов, 1962). Сама проблема поступления и передвижения веществ сильно осложнилась. Внедрение в физиологию растений современных методов исследования привело к накоплению большого

количества новых данных, на основе которых разработаны представления, не укладывающиеся в старые схемы. Только в специальной работе можно в деталях обсудить вопрос о значении тех или иных данных современной физиологии для понимания структуры проводящего аппарата растения. Здесь же мы можем привести лишь некоторые важнейшие с нашей точки зрения выводы, касающиеся функционального значения различных тканей центрального цилиндра. Можно считать твердо установленным функциональное различие двух основных проводящих тканей — флоэмы и ксилемы, хотя по ряду вопросов еще нет единого мнения. В монографии по передвижению веществ, изданной в 1955 г., М. В. Афанасьева считает решенным вопрос о флоэме как основном канале для передвижения пластических веществ, образующихся в фотосинтезирующих частях растения. Большинство современных исследователей склонно рассматривать ксилему как ложе восходящего тока воды и веществ, поступающих в корни извне. Изучение метаболического функционирования корневой системы, успешно проведенное в лабораториях Д. А. Сабинина, Е. И. Ратнера и А. Л. Курсанова, показало, что некоторая, иногда большая часть поглощаемых корнями солей N, S и P сразу же включается в состав разнообразных органических соединений. Как показывает анализ пасоки, уже в корнях образуется около 25 азотистых соединений, около 15 органических кислот, фосфороорганические эфиры, соединения, содержащие серу, некоторое количество сахаров и многоатомных спиртов (Курсанов, 1960). Есть основания считать, что передвижение этих образующихся в корнях веществ к надземному побегу совершается по флоэме, а высокая скорость их распространения говорит об использовании энергии метаболизма самих ситовидных трубок или их спутников. Ратнер (1958) на основании экспериментальных данных предполагает, что флоэма при определенных условиях может также адсорбировать ионы, поступающие в кору из наружного раствора. Основным же путем для передвижения воды и ионов признается ксилема, в которой наравне с сосудами и трахеидами — непосредственно проводящими элементами — большая роль принадлежит сопровождающей эти элементы паренхиме.

Таким образом, становится все более ясным значение основного принципа в расположении тканей центрального цилиндра корня — пространственного разделения флоэмы и ксилемы при непосредственном контакте каждой из этих тканей с корой. И с этой точки зрения весьма привлекательной представляется также сравнительно недавно выдвинутая и оживленно обсуждаемая в настоящее время в физиологической литературе концепция «свободного пространства» и избирательной аккумуляции ионов отдельными клетками и тканями (Hylmö, 1953, 1958; Kramer, 1957, и др.).[1] По Крамеру, свободное пространство служит путем, по которому ионы могут двигаться из почвенного раствора в корень, минуя вакуоли и не аккумулируясь в каких-либо клетках. Поры и перфорации сосудов ксилемы представляют часть свободного пространства, являясь продолжением свободного пространства тканей коры. Вещества, проходящие через свободное пространство коры, могут быть удалены из главного тока веществ, двигающихся в ксилему, аккумуляцией в вакуолях клеток. Движение в свободном пространстве должно быть неселективным, а аккумуляция — селективной.

[1] Под термином «свободное пространство» («free space» или «apparent free space») автор его Бриггс (Briggs, 1952) понимал ту часть растительной ткани, в которую вещества проникают путем свободной диффузии. Хоуп и Стевенс (Hope a. Stevens, 1952) первыми применили это представление к изучению корней растений в связи с их абсорбционной деятельностью. Относительно объема, морфологического выражения и физиологической значимости «свободного пространства» в литературе имеются самые разноречивые данные. Ряд авторов включает в «свободное пространство» только межклетники и клеточные оболочки. Другие же исследователи относят к «свободному пространству» также и наружные слои протоплазмы.

Если согласовать это представление с данными Ратнера о возможности избирательного поглощения ионов флоэмными клетками, то высокая целесообразность структуры центрального цилиндра корня станет совершенно очевидной. При таком расположении ткани флоэмы и ксилемы могут работать исключительно согласованно: поток наружного раствора может поступать непосредственно в ксилему, минуя флоэмную часть, а при определенных условиях флоэма может избирательно аккумулировать определенные вещества, сразу же включающиеся в метаболическую деятельность этой ткани.

Итак, с каких бы позиций мы не подходили к объяснению становления проводящего аппарата растения, мы должны в первую очередь иметь в виду основной принцип — наиболее целесообразное размещение аккумулирующих и проводящих тканей в центральном цилиндре в соответствии с функциональными особенностями органов. Проводящая система растения непрерывна, и эта непрерывность и наличие общих черт строения различных органов определяется как единством их происхождения, так и общностью функциональной деятельности, ибо всем органам свойственна функция проведения веществ. Однако имеется специфика в осуществлении этой функции у отдельных органов, которая находит свое отражение в особенностях строения их проводящего аппарата.

Наиболее выделяющаяся особенность строения корня — обеспечение непосредственного контакта флоэмы и ксилемы с корой — складывается уже на ранних этапах онтогенеза благодаря дифференциации под перициклом первых сосудов протоксилемы, «разрезающих» прокамбиальный тяж, связывающий семядоли с корнем, на две половины. Строго в перпендикулярной (межсемядольной) плоскости (при диархной структуре корня), также под перициклом, возникают группы протофлоэмы. И эта особенность, отмеченная нами выше для томатов, является общей для всех двудольных растений.

Если для корня особое функциональное значение имеет «чередование» флоэмных и ксилемных групп и их положение непосредственно под перициклом,[1] то для листа, по всей видимости, наиболее целесообразным является коллатеральное расположение этих тканей в пучках при обращении ксилемы к верхней, адаксиальной стороне. При этом проводящие ткани должны быть непрерывны. Возникает проблема «перехода» одной структуры в другую. На фактическом материале мы показали, каким образом разрешают эту проблему двудольные растения. Изменение положения цепочки первых сосудов по отношению к перициклу достигается благодаря тому, что в семядольном узле (а у ряда растений — в гипокотиле) в ксилемные элементы дифференцируются клетки прокамбия, расположенные более глубоко, чем в корне; таким образом, цепочка первых сосудов, оставаясь непрерывной, постепенно смещается на адаксиальную сторону. Более раннее созревание сосудов протоксилемы под перициклом — в корне и под палисадной тканью — в семядолях определяется, следовательно, физиологическими потребностями проростка. И «переход» одного типа строения в другой на протяжении корень—гипокотиль—семядоли является не иллюзией, а реально существующим фактом. Для понимания принципов строения проводящего аппарата проростков важно поэтому рассмотрение последовательности дифференциации проводящих тканей как во всей системе в целом, так и в отдельных органах.

Основу единства и непрерывности проводящей системы растения составляет развивающаяся еще в процессе дифференциации зародыша система прокамбиальных тяжей. Работами Наст (Nast, 1941), Эзау (Esau, 1942, 1953, 1954 и др.), Миллер и Ветмора (Miller et Wetmore, 1945), Гут-

[1] У ряда растений (Воронин, 1945) флоэмные и ксилемные группы расположены даже непосредственно под эндодермой, так как перицикл местами прерывается напротив этих групп.

тенберга (Guttenberg, 1947, 1960), Рива (Reeve, 1948) и других установлено, что прокамбиальный тяж закладывается в оси зародыша еще до появления семядолей и образования апикальной меристемы корня, а затем с началом формирования семядолей прокамбиальные тяжи поднимаются в них акропетально — от места первоначального заложения, соответствующего будущему гипокотилю. Хёстер и Циммерманн (Höster u. Zimmermann, 1961) утверждают, что акропетальная дифференциация прокамбия является правилом для покрытосеменных. По Риву (Reeve, 1948) и Гуттенбергу (Guttenberg, 1960), прокамбиальная стела корня формируется лишь в процессе прорастания семян, образуя непосредственное продолжение прокамбия зародышевой оси. Миллер и Ветмор на основании изучения развития *Phlox drummondii* указывают, что свойственное тому или другому органу взаимное расположение тканей устанавливается в инициалах еще в зародыше, и порядок созревания элементов протоксилемы и метаксилемы не обязательно повторяет порядок появления их инициальных клеток. Эзау (Esau, 1942), Гуттенберг (Guttenberg, 1960), Василевская (1960, 1961б) и Кондратьева-Мельвиль (1961) подтверждают этот вывод, показывая, что центрипетальные сосуды протоксилемы не являются первой фазой дифференциации прокамбия; инициальные клетки сосудов метаксилемы, занимающие центральную часть корня, образуются раньше. Нами выше также приводились иллюстрации, показывающие, что материнские клетки сосудов метаксилемы вступают на путь дифференциации в то время, когда на протоксилемных полюсах еще происходят деления клеток, предшествующие образованию инициальных клеток сосудов протоксилемы. Миллер и Ветмор указывают далее, что первые элементы протоксилемы появляются в основании семядолей. Установление сплошного тяжа зрелых элементов протоксилемы достигается прогрессивным и быстрым базипетальным созреванием сосудов. Василевская (1961а) у *Althaea rosea* L. наблюдала быстрое, почти одновременное созревание цепочки первых сосудов. По нашим данным, цепочка первых сосудов у томатов дифференцируется также почти одновременно на всем протяжении от основания корня до верхушки семядолей, но число сосудов не везде одинаковое. Как правило, в основании корня и в основании семядолей сосудов несколько больше, чем в это же время в гипокотиле. Н. В. Шилова (1962) констатировала различное направление дифференциации сосудов протоксилемы у разных представителей порядка *Ericales*. Следовательно, в направлении дифференциации элементов ксилемы нет строгой закономерности, общей для всех групп растений, и спор о базифугальном или акропетальном направлении при созревании сосудов лишен смысла.

Результаты наших исследований, а также приведенные выше литературные данные позволяют внести некоторые коррективы в представление об «эволюции сосудов», развиваемое Шово и его учениками. Центрипетальные сосуды протоксилемы во всех органах проростка генетически являются более поздними образованиями, по сравнению с центрифугальными сосудами метаксилемы. В созревании элементов строгой последовательности нет, хотя первыми в корне всегда созревают сосуды, непосредственно располагающиеся под перициклом. В вертикальном направлении созревание сосудов протоксилемы происходит или одновременно на всем протяжении от верхушки семядоли до основания корня, или в базипетальной последовательности, или в акропетальном порядке. Фаза коллатерального расположения основных проводящих тканей — флоэмы и ксилемы (фаза «superposé», по Шово), является общей для всех органов и появляется в качестве первой ступени дифференциации прокамбия, фаза чередования (фаза «alterne», по Шово) характеризует только корень и «зону перехода». Критерии, выдвинутые Дюшенем для различения сосудов «alterne» и «superposé», оказываются несостоятельными. Все сосуды первичной ксилемы, как «alterne», так и «superposé», дифференцируются из прокамбия после предшествующих клеточных делений, причем, как мы видели выше,

деления на протоксилемных полюсах продолжаются несколько дольше, чем в центре корня. В различных органах проростка, независимо от положения («alterne» или «superposé»), сосуды протоксилемы морфологически однородны, в то же время сосуды метаксилемы, во всех органах занимающие положение «superposé», как правило, в корне значительно крупнее и имеют более сложную структуру оболочек, чем в гипокотиле и семядолях.

Теория «эволюции сосудов» в ее онтогенетическом аспекте не является полностью приемлемой. Она не вскрывает принципиальных основ организации проводящего аппарата проростков и нуждается в коррективах с чисто фактической стороны. Прогрессивный для своего времени метод исследования — изучение структуры проростков в ее динамике — все же не был использован Шово и его последователями до конца. Были упущены детали перестройки в расположении проводящих элементов на всем протяжении проростка, игнорировалась роль паренхимы в этой перестройке. Попытки Ленуара (Lenoire, 1920) поставить в свое время вопрос о ее значении вызвали резкий протест Шово (Chauveaud, 1920).

Сказанным мы не намерены в какой-либо степени умалять значение огромного вклада, который внесла школа Шово в изучение проводящего аппарата растений. Работы Шово и его учеников безусловно представляют определенный и важный этап развития анатомии растений. Однако дальнейшее развитие исследований привело к необходимости уточнения и углубления представлений классиков анатомии растений. Некоторые же идеи имеют в настоящее время лишь исторический интерес. К ним принадлежит, по нашему мнению, идея «базифугального ускорения» в интерпретации Шово. Трудно согласиться с мнением ряда современных анатомов, что теория «эволюции сосудов» и «базифугального ускорения» обладает неоспоримыми преимуществами перед всеми другими теориями, выдвинутыми для объяснения структуры проводящего аппарата проростков. Вместе с тем вряд ли требуется на современном этапе заниматься сравнительной оценкой различных теорий. Каждая из них сыграла в истории изучения проводящего аппарата проростков определенную положительную роль, а возникавшие между представителями различных школ разногласия и споры заставили исследователей глубже и полнее охватить вопросы дифференциации проводящих тканей, рассмотреть их с различных сторон. И, как мы уже говорили в вводной части работы, ни одна из имеющихся теорий, в силу своей односторонности не может претендовать на всеобщее признание. Вместе с тем следует признать, что и на современном уровне знаний было бы крайне затруднительно разработать подобную всеобъемлющую теорию, отражающую в равной степени вопросы гистогенеза, функциональную роль отдельных тканей и ее вариации в отдельных органах, а также эволюционное преобразование гомологичных структур в различных группах растений. Последний вопрос является безусловно самым трудным, и мы еще далеки от сколько-нибудь конкретного его решения.

В литературе давно и прочно установилась точка зрения о примитивности анатомического строения корня по сравнению с надземными органами. Это представление связано с такими выдающимися именами, как Джеффри, Шово, Буро и многих других. Амберже (Emberger, 1952) в докладе на Международном совещании по эволюции и филогении в 1952 г. вновь подтвердил эту точку зрения, сказав следующее (в изложении К. И. Мейера, 1955 : 4): «Корень — это ось, эволюция анатомического строения которой пошла в ином направлении, чем у стебля, но не зашла так далеко, как у него. Структура остановилась на примитивной филогенетической ступени — протостелии, иллюстрацию чего мы находим в строении корней папоротников, корневом аппарате плауновых, в существовании образований с функцией корней, но со стеблевым анатомическим строением (Asteroxylon) и стеблевых образований со структурой корня (Psilotum, проростки у покрытосеменных)».

Примитивность стелы, в которой группы флоэмы и ксилемы чередуются, лежит в основе представлений Шово о смене фаз развития сосудов в онтогенезе растения и базифугальном ускорении.

Буро (Bourеau, 1952) подчеркивает как основной принцип оценки значения структуры проростков для филогенетических целей — признание примитивности центрипетальной ксилемы и ее прогрессивной редукции в процессе эволюции. И с этой точки зрения стела корня является безусловно примитивной.

«Наиболее примитивным типом стелы, — пишет А. Л. Тахтаджян (1956 : 22), — является тот, в котором проводящая ткань образует сплошную массу, и центральное ядро ксилемы полностью окружено слоем флоэмы, этот тип стелы называется протостелой. Протостела не только очень проста по структуре, но представляет собой исходный тип, от которого в процессе эволюции произошли другие типы. Она была характерна для псилофитовых и многих других древних ископаемых форм. В современной флоре протостела характерна для плаунов и некоторых папоротников и встречается в корнях почти всех растений».

Указанные положения, повторяем, настолько устоялись, что кажутся бесспорными. И все же в современной анатомии растений накапливаются факты, находящиеся, по нашему мнению, в противоречии с этими положениями, содержащими значительную долю схематизации, оправданной в какой-то степени на первых порах развития эволюционной теории, но вряд ли целесообразной на современном этапе ее развития. Вспомним хотя бы, что эти представления лежат в основе встретившей решительный протест советских анатомов (Радкевич, 1947; Воронин, 1957) доктрины Джеффри (Jeffrey, 1930) о консерватизме органов (в частности корня), сохраняющих отдельные архаические признаки.

Нельзя не согласиться с Эзау, что понятие «стела», как и «листовый след» служат хорошими описательными терминами, но они, в сущности, затемняют истинную организацию проводящего аппарата растений и являются в общем довольно искусственными. Тем более искусственным является представление об эволюции стелы как таковой — независимо от органа, ею обслуживаемого, от взаимоотношений различных органов и от эволюционного преобразования тканей, слагающих стелу.

Можно ли, например, считать всерьез, что центральный цилиндр корня современных двудольных соответствует тому древнему протостелическому типу осевых органов, которым обладали *Rhynia* или *Asteroxylon* из псилофитовых? Что говорит за это, кроме чисто внешнего сходства в конфигурации ксилемного массива (Воронин, 1945, 1957), да и то выступающего в корне двудольных не на всех стадиях развития? Стела корня двудольных представляет собой сложную структуру со своеобразным расположением высоко специализированных тканей и характерной последовательностью их развития. Центрифугальное заложение инициальных клеток первичной ксилемы сосуществует в корне двудольных с центрипетальным характером созревания сосудов. Как мы старались показать выше, одним из основных принципов в размещении проводящих тканей в центральном цилиндре корня является обеспечение непосредственного контакта флоэмы и ксилемы с корой, что достигается дифференциацией первых сосудов протоксилемы и первых ситовидных трубок под перициклом, в чередующемся положении. И для корня это расположение тканей имеет исключительное значение в связи с функцией абсорбции. В корне двудольных флоэма никогда не окружает полностью ксилемного массива. На всех стадиях развития протоксилема корня «имеет выход» непосредственно к коре, отделяясь от нее или только перициклом, или производными перицикла — паренхимными клетками лучей. Ярко выраженный приспособительный характер этого признака стелы корня наряду с другими важными признаками, свойственными корню двудольных, говорит о том, что мы имеем здесь дело с чисто «корневой» структурой, закономерности развития которой невоз-

можно рассматривать вне связи с происхождением, эволюцией и функцией самого органа. Большое удовлетворение в связи с этим вызывает появление в печати серии работ Воронина (1945, 1956, 1957), по-новому освещающих вопросы эволюции корня.

Особое место чередующемуся расположению флоэмы и ксилемы в стеле отводилось в теоретических построениях Шово, считавшего, что наличие фазы «alterne» представляет собой высшую ступень развития стелы криптогамных и примитивную фазу развития стелы фанерогамных. Однако и эта трактовка является весьма упрощенной. Вспомним из представленного выше материала ход дифференциации и характер возникающих структур в апикальной меристеме корня. Первыми дифференцированными элементами на флоэмных полюсах являются ситовидные трубки протофлоэмы, располагающиеся строго в межсемядольной плоскости. Наличие дифференцированных элементов протофлоэмы в такой локализации представляет собой отличительную особенность двудольных растений, по сравнению, например, с голосеменными. Хотя Шово, Буро и другие исследователи и описали для голосеменных так называемую прекузорную флоэму, соответствующую по положению протофлоэме двудольных, но цитологическая характеристика этой ткани (Wilcox, 1962) свидетельствует о том, что она представляет собой нечто совершенно отличное от протофлоэмы двудольных. По Вилкоксу, элементы прекузорной флоэмы — это несколько вытянутые радиально вакуолизированные клетки, мало отличающиеся от обычной паренхимы. Таким образом, даже признавая в качестве примитивной особенности стелы корня наличие фазы чередования флоэмы и ксилемы, нельзя не отметить прогрессивное развитие этой фазы у покрытосеменных, выражающееся в образовании дифференцированных элементов протофлоэмы на месте мало дифференцированной прекузорной флоэмы, свойственной голосеменным.

Вряд ли может служить руководящей идеей при изучении направления эволюции проводящего аппарата также безусловное признание примитивного характера центрипетальной древесины в корне. Прежде всего надо сказать, что значение центрипетального характера дифференциации сосудов в корне явно преувеличено. Как мы уже указывали, центрипетальный порядок характеризует только процесс созревания, а не заложения элементов первичной ксилемы. Да и в созревании элементов строгая центрипетальная последовательность не всегда выдерживается. Далее, нельзя сказать, что примитивность центрипетальных сосудов в корне является сколько-нибудь доказанной. Попытки Шово и его последователей использовать для доказательства этой примитивности данные онтогенеза следует признать несостоятельными. Как мы видели выше на примере *L. esculentum*, сосуды протоксилемы возникают из прокамбия после предварительных клеточных делений, а не непосредственно из промеристемы, как предполагали Беккерель и Дюшень.

Наконец, нам хотелось бы возразить против признания в качестве примитивного признака наличия свободных сосудов протоксилемы в гипокотиле. Присутствие свободных сосудов протоксилемы в гипокотиле двудольных связано со своеобразием строения средней жилки семядолей у этой группы растений, а именно со слиянием пары свободных в гипокотиле пучков. Большинством исследователей (Thomas, 1907; Sahni, 1925; Bugnon, 1926; Тахтаджян, 1948, 1954, и др.) эта особенность средней жилки признается как прогрессивная черта. Но наличие свободных сосудов в гипокотиле, как это нетрудно показать, определяется именно этой особенностью средней жилки: они обеспечивают непрерывность цепочки первых сосудов, проходящих в медианной плоскости и лежащих в корне под перициклом, между коллатеральными пучками, а в семядолях, занимающих эндархное положение, в едином коллатеральном пучке. Как правильно указывает Бертран (Bertrand, 1947), сходство строения гипокотиля и корня говорит также об их функциональной близости на ранних этапах

онтогенеза. Если иметь в виду, что стела собственно корня складывается большей частью только при прорастании семени, то значение гипокотиля как заменяющего корень органа на ранних стадиях развития станет особенно ясным.

Заключение

Обсуждение фактического материала в сопоставлении с современными литературными данными позволяет сделать некоторые выводы в плане поставленных выше вопросов.

1) Важнейшей особенностью организации проводящего аппарата растения является осуществление непрерывной связи между органами различными по природе, строению и функциональному значению. Целостность растительного организма, тесная связь и взаимодействие отдельных его органов находят свое яркое выражение в развитии единой для всего организма проводящей системы. Специфика же тех или других органов проявляется в своеобразии структуры их проводящих тканей. Определяющим принципом формирования структуры корня как абсорбирующего органа является обеспечение непосредственного контакта флоэмы и ксилемы с корой, что выражается в наличии у него фазы чередования протофлоэмы и протоксилемы. Коллатеральное расположение тканей является физиологически выгодным для листа и стебля. В связи с этим возникает проблема «переориентации» в расположении тканей при переходе от корня к стеблю (вернее, от корня к семядолям), которая разрешается в проростках двудольных путем постепенного смещения цепочки сосудов протоксилемы на адаксиальную сторону и перехода от центрипетальной к центрифугальной дифференциации. Этот процесс совершается на протяжении гипокотиля и семядольного узла.

2) Последовательность дифференциации тканей в центральном цилиндре, описанная Шово, лишь частично отражает действительный ход развития тканей проводящей системы проростков. Последующими исследованиями установлено, что обособление инициальных клеток сосудов происходит в центрифугальной последовательности, а созревание — в центрипетальной. Эти данные, изменяя представление о последовательности дифференциации сосудов, лишают также смысла представление о базифугальном ускорении: эндархная ксилема во всех органах представляет собой первую фазу дифференциации прокамбия, но заложившиеся позже экзархные сосуды протоксилемы в корне обнаруживают быстрый темп дифференциации, созревая одновременно с эндархными сосудами семядолей и образуя с ними непрерывную цепочку.

3) Наша работа рассчитана на то, чтобы привлечь внимание к необходимости дальнейшего развития и в ряде случаев пересмотра некоторых принципиальных обобщений по вопросам эволюции проводящего аппарата двудольных растений, выработанных анатомами-эволюционистами прошлого. Задачей исследований в области эволюционного преобразования органов и тканей в филогенезе растений является не только отыскание анцестральных черт, имеющих безусловное значение для установления исторической преемственности структур; не менее важное значение имеет характеристика прогрессивных особенностей гомологичных образований, указывающих направление приспособительной эволюции растений. В отношении корня этому последнему вопросу до сих пор уделялось мало внимания. Стела корня двудольных растений совершенно незаслуженно, по нашему мнению, характеризуется в большинстве работ как образование, остановившееся на примитивной филогенетической ступени. Между тем важнейшие признаки структуры корня, трактуемые обычно как ретенции или рекапитуляции анцестрального типа, такие, например, как чередующееся расположение групп протоксилемы и протофлоэмы и центрипетальное развитие первичной ксилемы, у покрытосеменных носит явно про-

грессивный характер по сравнению с другими группами растений. Чередующееся расположение флоэмы и ксилемы в корне как абсорбирующем органе является не менее важным достижением в процессе приспособительной эволюции, чем коллатеральное расположение проводящих тканей в стебле и листе. Пока мы не имеем детальной картины эволюции корня, трудно сказать, насколько рано в филогенезе растений возникла типично «корневая структура», однако уже сейчас можно отчетливо видеть, что биологический прогресс растений был определенно связан с развитием и усовершенствованием этой структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1932). О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 2. — Афанасьева М. В. (1955). Передвижение питательных веществ в растениях. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог., 1. — Василевская В. К. (1960). Анатомическое строение проростков некоторых сложноцветных. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 71, 1. — Василевская В. К. (1961а). О связи между строением корня и жилкованием семядолей. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биолог., 4. — Василевская В. К. (1961б). Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. журн., 6. — Воронин Н. С. (1945). К вопросу об эволюции перицикла в корнях растений. Бот. журн., 30, 4. — Воронин Н. С. (1956). Об эволюции корней у растений. I. Верхушечные меристемы корней. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 61, 5. — Воронин Н. С. (1957). Об эволюции корней у растений. II. Эволюция корнерождения. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 62, 3. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. — Колосов И. И. (1962). Поглотительная деятельность корней растений. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. журн., 9. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1959). Анатомические особенности проростков дуба черешчатого (*Quercus robur*). Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог., 1. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростков и ювенильного растения желтой акации. Бот. журн., 11. — Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. — Мейер К. И. (1955). К вопросу о морфологической природе стебля высших растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 60, 3. — Радкевич О. Н. (1947). О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 2. — Ратнер Е. И. (1958). Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. — Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. — Тамамшян С. Г. и Г. А. Денисова. (1959). Морфология зародышей и проростков *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Hausskn.) Schischk. и *Echinophora trichophylla* Smith. Бот. журн., 4. — Тахтаджян А. Л. (1943). Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ереванск. гос. унив., 42. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения, I. — Шилова Н. В. (1962). Строение зародыша и проростка в подсемействе *Andromedoideae* (Drude) E. Busch. Бот. журн., 3. — Becquerel P. (1913). L'ontogénie vasculaire de la plantule du Lupin. Ses conséquences pour certains théories de L'anatomie classique. Bull. Soc. Bot. France, 60, 2—3. — Bertrand P. (1947). Les végétaux vasculaires. — Bonnier G. et L. Sablon. (1901). Cours de botanique, 1—2. — Boureau E. (1939). Recherches anatomiques et expérimentales sur l'ontogénie des plantules des Pinacées et ses rapports avec la phylogénie. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 11, I, 1. — Boureau E. (1952). L'evolution des végéteaux et l'anatomie des plantules. Année biolog., ser. 3, 28, 7—8. — Bugnon P. (1926). La dichotomie cotyledonaire caractere ancestral. Bull. Soc. Bot. France, 72. — Chauveaud G. (1911). L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son evolution. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 9, 13. — Chauveaud G. (1920). Remarques sur une depense nouvelle de la rotation du faisceau. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 10, 2. — Compton R. H. (1912). Theories of the anatomical transition from root to stem. New Phytolog., 11. — Duchaigne A. (1950). Une nouvelle étude ontogénique de l'appereil conducteur de Dicotylédones. Rev. gener. bot., 57, 673. — Emberger L. (1952). Tige, racine, feuille. Année biolog., 3 ser., 28, 5—6. — Esau K. (1942). Vascular differentiation in the vegetative shoot of linum. I. The procambium. Amer. Journ. Bot., 29, 9. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Esau K. (1954). Primary vascular differentiation in plants. Biolog. Rev. Cambr. Phil. Soc., 29, 1. — Grandin M. et A. Pitot. (1962). Anatomie des plantules *d'Anagyris foetida* L. Ses rapports avec les differentes théories sur les passage racine-tige. Bull. Soc. Linn. de Normandie. 10 sér. 2,

année 1961. — Guttenberg H. von. (1947). Über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dicotyledonen. Planta Archiv wissensch., Bot., 35, 3—4. — Guttenberg H. von. (1960). Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII, 3. — Haberlandt G. (1924). Physiologische Pflanzenanatomie. — Höster H. R. u. W. Zimmermann. (1961). Die Entwicklung des Leitbundelsystems im Keimblatt von *Pulsatilla vulgaris* mit besonderer Berücksichtigung der Protoxylem Differenzierung. Planta, 56, 1.— Hylmö B. (1953). Transpiration and ion absorption. Physiolog. Plantarum., 6, 2. — Hylmö B. (1958). Passive components in the ion absorption of plant. II. The zonal water flow, ion passage, and pore size in roots of *Vicia faba*. Physiolog. Plantarum., 11, 2. — Jeffrey E. C. (1930). The anatomy of woody plants. — Kramer P. J. (1957). Outer space in plants. Science, 125 : 633—635. — Lenoir M. (1920). Evolution du tissue vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. II, 2. — Miller H. A. a. R. H. Wetmore. (1945). Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. I. The Embryo. Amer. Journ. Bot., 32, 9. — Naegeli G. (1858). Das Wachstum des Stammes und der Wurzel und die Anordnung der Gefässtränge im Stengel. Beitr. Wiss. Bot., 1. — Nast C. G. (1941). The embryogeny and seedling morphology of *Juglans regia* L. Lolloa, 6. — Reeve R. W. (1948). Late embryogeny and histogenesis in Pisum. Amer. Journ. Bot., 35, 9. — Sahni B. (1925). The ontogeny of vascular plants and theory of recapitulation. Journ. Ind. Bot. Soc., 4, 6. — Sterckx R. (1900). Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans le familie des Rénonculacées. Mem. Soc. Roy. Sci. Liége, ser. 3, 2. — Thomas E. N. (1907). A Theory of the double leaftrace, founded on seedling structure. New Phytolog., 6. — Tieghem Ph. von. (1891). Traité de botanique. — Wilcox H. (1962). Growth studies of the root of incense cedar, *Libocedrus decurrens*. I. The origin and development of primary tissues. Amer., Journ. Bot., 49, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE PRINCIPLES OF THE CONDUCTING SYSTEM STRUCTURE IN THE DICOTYLEDON SEEDLINGS

By M. F. Danilova

SUMMARY

The object of this study was the development of the conducting system in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings from the beginning of the procambium differentiation till the establishment of the secondary structure. The general principles of the structure and development of the conducting system of dicotyledons is discussed with the consideration of the functional significance of the plant organs. It is shown that the chain of the first vessels of the protoxylem is continuous within the root-hypocotyl section of the cotyledon. The protoxylem, exarchic in the root, becomes endarchic at the base of the cotyledons in cosequence of the change in the direction of the differentiation of procambium cells. The main principle of the mutual position of the conducting tissues in the root is the securing of the direct contact of the floem and xylem with the cortex. The intermittent disposition of these tissues in the central cylinder of the root is an important advantage gained in the course of the adaptive evolution. The biological progress of angiosperms was associated with the development and improvement of the anatomical structure of the root.

Индекс 581.543:581.526.53

З. Г. Беспалова и И. В. Борисова

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВАХ С УЧЕТОМ МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

С 4 рисунками

(Получено 19 I 1963)

Фенологическое развитие растений Центрального Казахстана изучено еще очень слабо. Имеющиеся работы (Борисова и Попова, 1959; Ганецкая, 1960) не освещают полностью этого вопроса. В настоящей статье мы не ставим перед собой задачи дать полную картину сезонного развития степных растений. Наша цель более узкая — показать особенности биологии и морфологии растений, которые необходимо учитывать при проведении фенологических наблюдений.[1] Четырехлетние наблюдения на пустынностепном и двухлетние наблюдения на сухостепном стационарах позволяют сделать это.[2] Природная характеристика стационаров дана в статьях Е. И. Рачковской (1961) и Н. П. Гуричевой (1961).

В результате проведенных фенологических наблюдений мы пришли к выводу о необходимости дифференцированного подхода к выявлению и характеристике отдельных фенофаз у растений различных по ритму развития, жизненным формам и некоторым другим биологическим особенностям: характеру цветения, способу опыления, способу диссеминации.

В составе степных растительных сообществ, как известно, имеются растения, различные по ритмам сезонного развития: эфемеры и эфемероиды, гемиэфемероиды, длительновегетирующие растения с периодом и без периода летнего покоя или полупокоя. Такое сочетание растений, являющееся результатом истории формирования степных сообществ, обусловливает частую смену аспектов. Степень развития той или иной группы растений в данном сезоне, соотношение количества вегетативных и генеративных особей, зависящее в основном от метеорологических условий года, определяют аспективность сообщества, а также наличие или отсутствие того или иного аспекта. Хотя сухие и пустынные степи, в которых проводились исследования, не отличаются такой красочностью и разнообразием аспектов, какие свойственны луговым и разнотравно-ковыльным степям (Лавренко, 1940, 1956), в отдельные благоприятные годы и в них наблюдаются хорошо выраженные красочные аспекты цветущих и плодоносящих ковылей, цветущих тюльпанов, спиреи, караганы и др.

Среди степных растений велико разнообразие жизненных форм. Из древесных растений (в понимании И. Г. Серебрякова, 1962) встречаются кустарники (виды рр. *Caragana*, *Spiraea*, *Rosa* и др.) и полукустарнички

[1] Методика, по которой проводились фенологические наблюдения, изложена нами ранее (Беспалова и Борисова, 1960).

[2] Пустынностепной стационар расположен в 40 км к юго-западу от станции Жана-Арка Карагандинской области, в полынно-ковыльной подзоне полупустынной зоны (Рачковская, 1961). Фенологические наблюдения проводились в 1958—1961 гг. Сухостепной стационар находится в Баранкульском районе Целиноградской области, в 250 км к югу от г. Атбасар, в подзоне сухих степей (Гуричева, 1961). Фенологические исследования проводились здесь в 1957—1958 гг. Во всех этих работах большое участие принимала Т. А. Попова.

(виды рр. *Artemisia*, *Astragalus*, *Atriplex* и др.). Многочисленны и разнообразны по жизненным формам многолетние травы (дерновинные, корневищные, луковичные, клубневые и др.) и однолетние растения (в основном эфемеры). Кроме того, большую роль в определении ритма сезонного развития растений играют формы роста. По форме роста в степных сообществах различаются: безрозеточные, полурозеточные и розеточные растения (Борисова, 1960).

По способу опыления встречаются растения как анемофильные (злаки, полыни, некоторые солянки), так и энтомофильные. Последние могут быть со специализированными (астрагалы, караганы, льнянки) или с открытыми цветками (спирея, ферулы, некоторые Крестоцветные). Есть также группа автогамных растений (в основном эфемеры). По способу диссеминации среди степных растений преобладают анемохоры (ковыли, некоторые Сложноцветные), имеются довольно значительные группы автохоров (большинство Крестоцветных, караганы) и баллистов (тюльпаны, луки, ферулы), очень мало зоохоров (эфедра, жимолость, липучки). Таким образом, по характеру цветения и диссеминации степные растения также очень разнообразны.

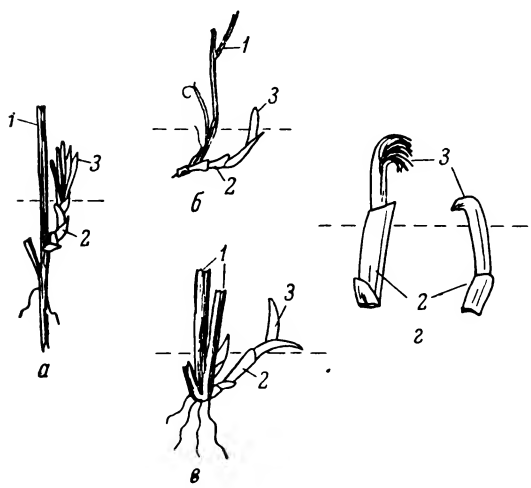


Рис. 1. Фаза отрастания (показаны фрагменты растений).

а — росток *Dianthus leptopetalus* Willd., окрестности ст. Жана-Арка, 14 IV 1960; *б* — росток *Agropyrum pectiniforme* Roem. et Schult., окрестности Аркалыка, 3 V 1959 (рис. Т. А. Поповой); *в* — росток *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., окрестности ст. Жана-Арка, 14 IV 1960; *г* — ростки *Ferula songorica* Pall., Коксенгир, 24 IV 1960. *1* — отмерший прошлогодний побег; *2* — корневищная часть побега этого года; *3* — надземная часть побега этого года (росток).

Все вышеизложенное свидетельствует о невозможности одинакового подхода к таким разным растениям во время проведения фенологических наблюдений.

Остановимся коротко на особенностях сезонного ритма развития растений сухих и опустыненных степей.

Весной, после стаивания снега (в конце марта, начале или середине апреля), начинается отрастание многолетних растений: образуются этиолированные желтоватые, розоватые или зеленые ростки (рис. 1), представляющие собой либо тронувшиеся в рост почки возобновления (у *Galatella*, *Linosyris*, *Dodartia* и др.), либо нераскрывшийся первый лист (у *Ferula*, *Rheum*, вегетативных особей *Tulipa* и др.). У кустарников и некоторых полукустарничков (астрагалы) в это время раскрываются верхушечные и пазушные почки. Несколько позже (по времени), если погода благоприятная, появляются всходы однолетних и многолетних растений.

Поскольку этот период отличается качественно, не только морфологически, от предыдущего и последующего периодов развития, так как в это время питание растения происходит целиком за счет накопленных запасов пластических веществ в семядолях, корневищах, клубнях, корнях и т. п., этот период выделяется нами в самостоятельную фенофазу — начала отрастания и появления всходов. Он продолжается сравнительно недолго, образование первых настоящих листьев уже свидетельствует о переходе в следующую фенофазу.

Зимнезеленые растения (дерновинные злаки, двулетние растения на втором году жизни, многие полукустарнички) продолжают вегетировать сразу после схода снега, поэтому у них фаза начала отрастания в указан-

ном выше понимании отсутствует. Эти растения обычно имеют открытые пазушные почки возобновления, а прошлогодние побеги их зимуют с зелеными верхушечными листьями, которые после возобновления вегетации еще способны к росту и ассимиляционной деятельности.

Появление нормальных зеленых листьев, как уже указывалось, показывает переход к следующей фазе — вегетации, что свидетельствует о начале активной жизни растения.[1] В этот период происходит отрастание вегетативных побегов (кущение у злаков и некоторых других многолетних трав), отрастание розеточных листьев у растений с многолетними монокарпическими побегами (ди-, три- и полициклическими). Необходимо помнить, что, кроме отрастания новых листьев, в летний период развития растений происходит также одновременное постепенное отмирание нижних листьев в акропетальной последовательности. Это еще не свидетельствует о затухании вегетации, так как процесс новообразования либо преобладает над процессом отмирания, либо на некоторое время эти процессы уравновешивают друг друга.

У вегетативных особей эта фаза длится до начала подсыхания, у генеративных — до отрастания цветоносных побегов. Интересная особенность наблюдается у эфедры (*Ephedra distachya* L.). У нее, как показали наблюдения, один или даже два года подряд могут не отрастать новые годичные побеги, но она продолжает жить за счет ассимиляции старыми побегами, которые в течение нескольких лет остаются зелеными. Внешнего, видимого роста и развития здесь нет, а вегетация все-таки происходит. Эфедра, таким образом, является своеобразным вечнозеленым растением.

У зимнезеленых растений, особенно у дерновинных злаков, в эту фазу наблюдается сначала дорастание листьев осенней генерации, а затем отрастают листья новой весенней генерации. Эта фенофаза имеется и у однолетних розеточных и полурозеточных растений, правда, очень кратковременная. Генеративные особи тюльпанов, а также безрозеточные растения, наоборот, минуя фазу вегетации, после отрастания образуют цветоносные побеги.

Следующая фенофаза, которая наблюдается у всех без исключения однолетников и многолетних безрозеточных растений и только у генеративных особей полурозеточных и розеточных многолетних растений — это фаза отрастания цветоносных побегов (выход в трубку у злаков, стебление, по А. П. Шенникову).[2]

В течение этой фенофазы происходят существенные изменения облика растения, особенно у полурозеточных растений, — идет постепенное отрастание цветоносного побега, и сразу намечаются различия между вегетативными и генеративными в данном году особями (рис. 2). Это, конечно, новый этап развития в жизни генеративных особей.

У полурозеточных и безрозеточных растений эта фенофаза затягивается на долгое время (обычно больше месяца, а иногда до двух и даже до трех месяцев). У розеточных растений, наоборот, она проходит быстро; причем у видов с крайне специализированными побегами (*Spiraea*, *Caragana*, *Astragalus arcuatus* Kar. et Kir., *A. testiculatus* Pall.), у которых уже в почке сформированы бутоны, эту фенофазу практически выделить очень трудно, ибо она чрезвычайно кратковременна.

У безрозеточных растений (*Linosyris tatarica* [Less] C. A. M., *Galium ruthenicum* Willd.) в очень сухие годы часть особей, а иногда и все или большинство из них, не образуют цветков, но все-таки все вегетативные

[1] Термин вегетация обычно употребляется в двояком смысле: а) для обозначения общего процесса сезонного роста и развития растений в отличие от состояния покоя и б) для обозначения одной из фенофаз в сезонном цикле развития. Во втором случае термин «вегетация», может быть, следовало бы заменить другим, но это сделать трудно и пока подходящего термина нет.

[2] А. П. Шенников (1927) появление удлиненных побегов считает подфазой фазы вегетации.

побеги их являются потенциально генеративными и отмирают к зиме как и обычные цветоносные побеги, т. е. сезонное развитие эти особи заканчивают на стадии отрастания цветоносных побегов, не переходя к бутонизации и цветению.

Отрастание цветоносных побегов заканчивается формированием соцветия или появлением бутонов у растений с одиночными или малочисленными цветками, растения переходят к бутонизации.

В связи с выделением фазы отрастания цветоносных побегов фаза бутонизации (колошение у злаков) нами несколько ограничена, по сравнению с таковой у других авторов (Бейдеман, 1954, 1960). Она охватывает время оформления бутонов, когда происходит рост отдельных частей цветка, а затем окрашивание лепестков. Согласно Г. Д. Фроловой (1955),

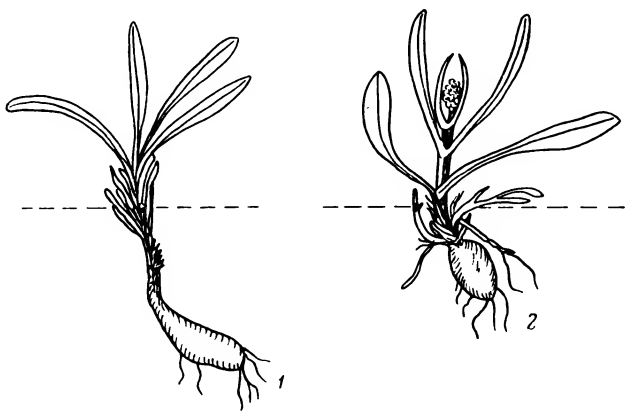


Рис. 2. Генеративная и вегетативная особи *Valeriana tuberosa* L., окрестности Аркалыка, 1 V 1959. (Рис. Т. А. Поповой).

1 — вегетативная особь в фазе вегетации; *2* — генеративная особь в фазе отрастания цветоносного побега.

можно выделить в период бутонизации две подфазы:[1] 1) плотных бутонов и 2) рыхлых бутонов. Подфаза рыхлых бутонов обычно более кратковременна по сравнению с подфазой плотных бутонов; в некоторых случаях бывает наоборот, или же они равной длительности. Так, у *Tulipa patens* Agarh. первая подфаза длится 10—15 дней, а вторая всего 2—3 дня. У *Ferula songorica* Pall. соотношения во времени между подфазами примерно равны: с момента раскрывания прицветного листа до полного формирования соцветия проходит 5—6 дней (бутоны в это время плотные зеленые), а зацветает она через 13—15 дней (рис. 3).

Необходимо обратить внимание на эту фазу у полыней. У них существует еще промежуточное звено между отрастанием цветоносных побегов и собственно бутонизацией — формирование корзинок, которое предшествует формированию бутонов. Е. А. Мокеева (1945) называет этот период «ложной бутонизацией» (рис. 4). Фаза бутонизации у полыней в связи с этим протекает очень долго — 1.5—2 месяца.

Часто бывает очень трудно уловить момент перехода от отрастания цветоносных побегов к бутонизации, так как переход этот нередко очень постепенный, особенно у растений со сложными соцветиями. Это связано с тем, что рост цветоносного побега у таких растений не прекращается к началу образования бутонов, которые формируются постепенно, по мере отрастания верхушки соцветия. В этом случае фазу отрастания цветоносных побегов мы все-таки считали законченной ко времени формиро-

[1] А. П. Шенников (1927) также различал в фазе бутонизации две подфазы: 1) бутоны молодые и 2) бутоны зрелые.

вания первых плотных бутонов, так как более или менее резкой границы между отрастанием цветоносного побега и началом бутонизации здесь не найти.

Когда раскрывается первый цветок или начинается пыление (у ветроопыляемых растений без достаточно развитого околоцветника), наступает

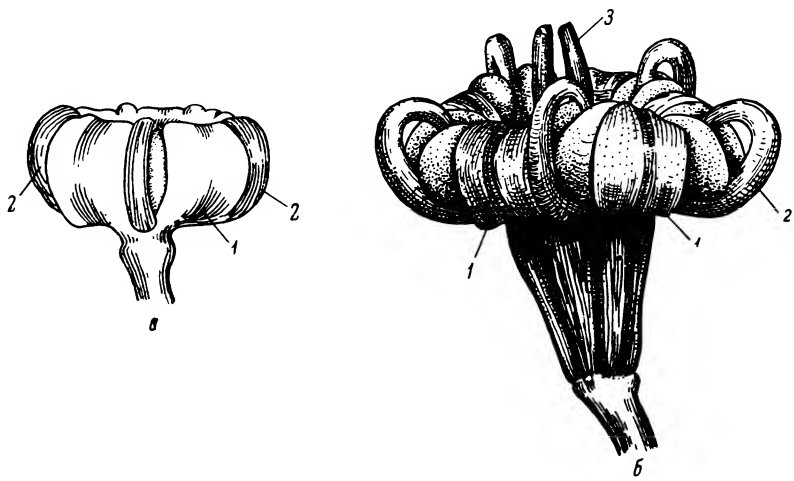


Рис. 3. Фаза бутонизации у *Ferula songorica* Pall. (Рис. Г. Н. Уварова).

а — подфаза плотного бутона; *б* — подфаза рыхлого бутона. *1* — лепесток; *2* — тычинка; *3* — пестик.

фаза цветения. Характер цветения у различных видов растений разный, так как он зависит от способа опыления (анемофилия, энтомофилия или самоопыление). Продолжительность цветения обусловлена также и другими факторами: погодой, возрастом растения, типом соцветия.

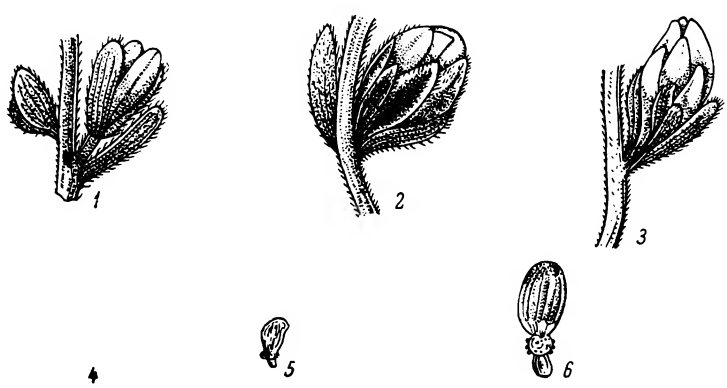


Рис. 4. Фаза бутонизации у *Artemisia lercheana* Web.

1—3 — формирование корзинки (26 VIII, 17 IX, 8 X); *4—6* — развитие цветка (в те же сроки).

У ветроопыляемых растений отдельный цветок цветет в течение нескольких часов, после чего он закрывается и на следующий день уже больше не раскрывается. Необходимо помнить поэтому при проведении фенологических наблюдений, что цветение анемофильных растений приурочено к определенному времени суток и что пыление у них происходит довольно быстро. Так, злаки цветут рано утром, днем или вечером, т. е. в 3 приема (3 волны по А. Н. Пономареву, 1954, и З. Г. Беспаловой, 1961). Цветки полыней распускаются в течение всего дня, но основная масса

их цветет в 8—9 ч. утра. Пыление таких растений, как прутняк *Kochia prostrata* (L.) Schrad., камфоросма *Camphorosma monspeliacum* L., кокпек *Atriplex cana* C. A. M. происходит до полудня (с 10 до 12 час.).

У энтомофильных растений отдельный цветок цветет до 5—6 и более дней. Длительность цветения одной особи того или иного вида или всей популяции его, как уже указывалось, зависит от условий погоды в период цветения. Холодная погода (низкие температуры воздуха, холодный ветер, дожди) значительно задерживают как начало зацветания, так и само цветение (Беспалова, 1962).

Во влажные или дождливые дни цветение вообще приостанавливается. Особенно чутко реагируют на влагу тюльпаны: цветки их моментально закрываются, если только относительная влажность воздуха превышает 90%. Цветки полыней в сырую или дождливую погоду не раскрываются. Во время засухи развитие растений происходит гораздо быстрее, чем в обычные годы, ускоряется зацветание и цветение растений. Так, например, ковыль киргизский *Stipa kirghisorum* P. Smirn. в очень влажном 1958 г. цвел 10 дней (с 1 по 11 июня), а в сухом 1961 г. всего 6—7 дней (с 5 по 11—12 мая).

Очень быстро и тонко реагируют на изменение погоды в конце фазы выхода в трубку, во время колошения и цветения ковыли. Сильная засуха весной или в период формирования цветков вызывает у них клейстогамное цветение. В некоторые годы в одной дерновине ковыля нередко можно видеть различные генеративные побеги: одни из них имеют клейстогамные, другие хазмогамные (нормальные) цветки. Это связано с резкой переменой погоды во время цветения. Если растение начало цвести нормально, а затем быстро наступила засуха (подули сухие теплые ветры), те побеги, которые не успели до засухи выколоситься, начинают цвести клейстогамно; и, наоборот, если после сухой погоды прошли дожди, клейстогамное цветение сменяется нормальным. Наблюдать клейстогамное цветение у ковылей очень трудно. И. Н. Бейдеман (1960) пишет, что «у клейстогамных растений началом цветения следует считать период, когда открываются пыльники» (стр. 344). Начало пыления в таких цветках можно установить только вскрывая их, но подряд все цветки (для количественного учета) смотреть невозможно; значит, процент цветущих особей и характер цветения (начало, разгар или отцветание) на данный момент определить таким образом нельзя. Вероятно, выход из этого положения нужно искать в выявлении внешних признаков, указывающих на начало клейстогамного цветения. О том, что клейстогамное цветение уже произошло можно судить по пожелтению верхушки кроющего прицветного листа. Необходимо иметь в виду также, что побеги с клейстогамным цветением отличаются от нормальноцветущих побегов по внешнему виду довольно хорошо — они растут очень медленно (низкорослые) и очень долго как бы задерживаются в фазе «выхода в трубку».[1]

Характер соцветия влияет на продолжительность цветения у разных растений по-разному. У одних растений, имеющих в соцветии большое количество цветков (у ферули джунгарской до 3500), цветение протекает дружно и быстро заканчивается (в течение 10—12 дней); у других, имеющих в соцветии значительно меньше цветков, цветение протекает месяц—полтора. Скорее всего это связано с процессом цветения и общей биологией растения. Например, у таких растений, как *Kochia*, *Camphorosma*, *Suaeda* из семейства *Chenopodiaceae* цветение начинается с распускания рылец, а пыление происходит после этого только через 2—3 недели, причем к этому времени рыльца уже подсыхают. Длительным, иногда прерывистым цветением (Грудзинская, 1960) отличаются некоторые предста-

[1] Следует только помнить, что подобным же образом могут вести себя в начале развития генеративные побеги, пораженные головней, а также (по наблюдениям Л. В. Арнольди) побеги, поврежденные насекомыми.

вители семейства *Cruciferae* (*Erysimum*, *Sisymbrium*, *Syrenia*), а также виды р. *Phlomis*, *Dianthus rigidus* М. В. и др. В связи с последним обстоятельством удобно выделять промежуточные подфазы, как это делают многие авторы, например Е. М. Лавренко (1952), для периода перехода от цветения к плодоношению (цп).

Подсыхание венчиков цветков свидетельствует о переходе растения к плодоношению. Этот переход хорошо заметен у растений с открытыми или с крупными цветками. Так, у тюльпанов через 2—3 дня после опыления венчик подвядает и заметно набухает завязь. У караганы *Caragana balchaschensis* (Kom.) Pojark. венчик опадает только на 4—6-й день после оплодотворения, когда уже хорошо заметно начало формирования боба. Труднее наблюдать переход к плодоношению у растений с мелкими и с закрытыми цветками. У злаков только на 5—6-й день можно на ощупь определить завязались плоды или нет.

Длительность фазы плодоношения разная у различных растений. Почти всегда эта фаза по сравнению с другими генеративными фазами (бутонизацией, цветением, обсеменением) более продолжительна (от 2 недель до 1 месяца и более). Длительность ее также зависит от погоды. У эфемеров, эфемероидов и гемиэфемероидов формирование плодов сопровождается постепенным подсыханием самих цветоносных побегов, которые к середине или концу этой фазы становятся совершенно сухими. Нам кажется важным отмечать у этих растений момент подсыхания цветоносных побегов, так как он свидетельствует об изменении условий увлажнения, о сильном просыхании верхних горизонтов почвы. В связи с этим в фазе плодоношения у коротковегетирующих растений мы выделяем две подфазы: 1) плодоношение, стебель зеленый; 2) плодоношение, стебель сухой.

Нередко после фазы цветения наступает снова вегетация, так как плоды по той или иной причине не завязываются. У энтомофильных растений это связано с отсутствием опылителя, особенно, если растение опыляется одним видом насекомого, как например льнянка *Linaria incompleta* Kupr. Обычно в холодную погоду лёт пчелиных и других насекомых сильно затруднен, а иногда условия весны бывают таковы, что многие виды насекомых-опылителей не развиваются. Отсутствие фазы плодоношения может быть вызвано также тем, что при неблагоприятной погоде в пору формирования цветка отдельные части его недоразвиваются. Это можно часто наблюдать у злаков: типчака *Festuca sulcata* Hack., тонконога *Koeleria gracilis* Pers., ковылей, а также у тюльпанов, караганы и других растений, у которых иногда при обильном пылении плоды не завязываются. В этом случае у злаков ложное плодоношение и вслед за ним ложное обсеменение внешне протекают «как обычно», только очень сильно «затягиваются», а у других растений (с более или менее крупными цветками) сразу становится ясным, что плодов не будет.

Очень сильный ветер во время пыления анемофильных растений быстро сдувает пыльцу, чем значительно снижает процент опыленных цветков. Кроме того, большой вред наносят растениям насекомые, повреждающие плоды. Иногда процент повреждения особенно у бобовых бывает настолько велик, что практически фаза плодоношения у этих растений не заканчивается и они не переходят к обсеменению, ибо плоды их все или почти все оказываются съеденными. Нередко наблюдаются такие катастрофические для генерации растений явления, как выпадение града или объедание цветков и соцветий (как в стадии цветения, так и в фазе плодоношения) грызунами или другими млекопитающими (сурки, полевые мыши, пищухи, сайгаки и др.), которые также необходимо учитывать.

Растения, у которых плоды завязались и плодоношение прошло нормально, переходят к обсеменению (осыпанию, рассеиванию плодов). Длительность этой фазы, кроме условий погоды, зависит от способа диссеминации. Влажная погода, особенно дождь, задерживают осыпание плодов. Так, в дождливую погоду корзинки полыни, коробочки тюльпанов,

спиреи и других растений плотно закрыты, и только вскрытие их показывает, что семена зрелые и что уже происходило их рассеивание.

У растений-анемохоров, особенно эуанемохоров, осыпание зачатков происходит очень быстро. Также довольно быстро протекает обсеменение автохоров. Медленнее осыпаются семена баллистов.[1] Для обсеменения их требуется достаточной силы ветер или какое-либо механическое воздействие. Сухая ветреная погода у всех растений (кроме зоохоров) ускоряет осыпание зачатков. Например, у *Tulipa patens* осыпание семян во влажном 1958 г. длилось до 25 августа, тогда как в очень сухом 1961 г. оно уже закончилось к 10—12 июня. Особенно сказывается характер распространения зачатков на длительности обсеменения у эфемеров и эфемероидов, так как оно происходит у них при сухом стебле.

Трудно определить длительность фазы обсеменения у растений специализированной жизненной формы «перекати-поле». Мы можем установить только время отрыва генеративных побегов от растения, тогда как обсеменение этим не заканчивается, а продолжается еще в течение какого-то времени. Нужны специальные наблюдения, чтобы выявить длительность всего периода осыпания плодов.

После полного обсеменения длительновегетирующие растения, у которых нет периода летнего покоя, продолжают вегетировать. Эфемеры, эфемероиды и гемиэфемероиды, как уже упоминалось, обсеменяются в сухом состоянии. У них и во время рассеивания зачатков, по-существу, уже проходит фаза покоя, которая продолжается до следующей весны, и только у некоторых растений — до осени.

У длительновегетирующих растений с периодом летнего покоя или полупокоя после обсеменения или некоторое время спустя начинается подсыхание. Эта фаза наблюдается и у длительновегетирующих растений, не имеющих периода летнего покоя, в конце вегетации, перед уходом под снег. Подсыхание происходит постепенно, поэтому начало этой фазы определить трудно. При характеристике фазы вегетации уже указывалось, что с некоторого момента нарастание новых верхушечных листьев сопровождается постепенным подсыханием нижних листьев, но нарастание еще преобладает над отмиранием. В тот период, когда подсыхание листьев становится массовым, а новообразования их не наблюдается, вегетация начинает затухать. В связи с вышеизложенным за начало подсыхания мы принимаем такое состояние растений, когда большая часть листьев на вегетативных побегах подсохла, а остальные листья подвядают (желтеют или краснеют). Так, у дерновинных злаков состояние полупокоя наступает тогда, когда кончик верхушечного листа начнет подсыхать, а ниже расположенные 1—2 листа уже совершенно сухие или почти сухие.[2] У кустарников фаза подсыхания начинается обычно с расцвечивания листьев и заканчивается постепенным листопадом.

Подсыхание как фенофаза у одних растений заканчивается переходом в состояние летнего или зимнего покоя, а у других — возобновлением вегетации. Последнее особенно характерно для степных дерновинных злаков, у которых период полупокоя (реже покоя) начинается с наступлением засушливой погоды (обычно в начале, середине или конце июля) и продолжается до выпадения осадков (в конце августа—сентябре). В очень влажные годы (1957, 1958, 1960) период полупокоя у них был выражен слабо, в сухие годы (1959, 1961) наблюдалось заметное выгорание травостоев. В период полупокоя происходит сильное, но не полное подсыхание листьев, ассимиляция и транспирация продолжаются (Ян Бао-чжэнь, 1959; Заленский, Штанько и Пономарева, 1961; Свешникова, 1962).

[1] Баллисты — растения, обладающие приспособлениями, препятствующими самопроизвольному осыпанию зачатков, рассеивание которых становится возможным лишь при раскачивании упругих стеблей, цветоносов и цветоножек (Левина, 1957).

[2] У дерновинных степных злаков весной на каждом побеге развиваются от 1 до 3 листьев, а всего за один сезон образуется 4—5 листьев (в среднем).

Фаза полного летнего покоя обусловлена потерей всех ассимилирующих частей растения (листьев и стеблей у трав, листьев у кустарников). Живыми остаются только почки и одревеснев шие побеги, расположенные над поверхностью почвы, травянистые и одревеснев шие побеги с почками возобновления, расположенные в почве.

Осеннее отрастание, сменяющее период летнего покоя или полупокоя, происходит после достаточного промачивания почвы и зависит целиком от погодных условий. Сухой осенью оно идет очень медленно, а в теплые и влажные осенние погоды — более интенсивно. В благоприятные годы, кроме вторичной вегетации, наблюдаются также вторичные отрастание цветоносных побегов, бутонизация, цветение, плодоношение и обсеменение.[1] В этих случаях чаще всего генерация заканчивается цветением, обычно очень скудным, но в иные годы и массовым. Плоды после вторичного цветения завязываются не всегда (нет опылителей или недоразвиваются отдельные части цветка). Так, в сухих степях в 1959 г. наблюдалось массовое клейстогамное цветение ковыля *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., но плоды не завязались. У спиреи вторичное цветение происходит почти ежегодно. В 1961 г. оно было очень ранним и закончилось плодоношением (завязались нормальные семена).

Зимний покой, как известно, может быть обязательным и вынужденным. Среди степных и полупустынных растений имеется довольно большая группа зимнезеленых видов (дерновинные злаки и некоторые представители разнотравья, многие полукустарнички), которые зимой находятся в состоянии вынужденного покоя. Другая часть растений зимует только в виде почек, луковиц, клубней и других органов возобновления (без сохранения листьев).

Таковы некоторые особенности биологии и сезонного развития степных растений Центрального Казахстана.

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что при фенологических наблюдениях мы склонны различать несколько большее количество фенофаз, чем это делают другие авторы (Шенников, 1927; Шалыт, 1946; Бейдеман, 1954).

Мы выделяем 10 основных фенофаз (далее обозначены римскими цифрами), а, кроме того, генеративные фенофазы еще подразделяем на подфазы (далее обозначены арабскими цифрами).

Фенофазы

I. Начало отрастания и появление всходов.
II. Вегетация.
III. Отрастание цветоносных побегов (выход в трубку у злаков).
IV. Бутонизация (колошение у злаков).
  1. Бутонизация (начало) — плотные бутоны.
  2. Бутонизация (разгар) — рыхлые бутоны.
  3. Бутонизация+цветение (начало цветения).
V. Цветение (пыление у анемофильных растений).
  1. Цветение+бутонизация (конец бутонизации).
  2. Цветение (разгар).
  3. Цветение+плодоношение (начало плодоношения).
VI. Плодоношение (формирование плодов).[2]
  1. Плодоношение+цветение (конец цветения).
  2. Плодоношение (разгар).
  3. Плодоношение +обсеменение (начало обсеменения).
VII. Обсеменение (осыпание плодов).[3]

[1] Мы называем цветение вторичным только в том случае, если осенью зацветают новые особи или новые побеги, еще не цветшие в этом году. Если же побег цвел весной или летом, а осенью наблюдается только продолжение цветения обычно за счет пазушных (боковых) побегов, то такое цветение мы называем дополнительным (Беспалова и Борисова, 1960).

[2] Для коротковегетирующих растений необходимо выделять другие подфазы: 1) плодоношение, стебель зеленый; 2) плодоношение, стебель сухой.

[3] У коротковегетирующих растений эта фенофаза протекает при сухом стебле.

1. Обсеменение+плодоношение (конец плодоношения).
2. Обсеменение (разгар).
3. Обсеменение (конец).

VIII. Подсыхание (полупокой).
IX. Покой летний.
X. Покой зимний.

Кроме основных фенофаз, выделяются также дополнительные (постгенеративная вегетация, дополнительная бутонизация, дополнительное цветение и т. д.) и вторичные фенофазы (вторичное отрастание цветоносных побегов, вторичная бутонизация, вторичное цветение и т. д.). Разделение фазы вегетации на три самостоятельные фенофазы нам представляется необходимым, так как эти три периода фенологического развития качественно обособлены и морфологически отличаются хорошо.

Количество фенологических фаз, которые ежегодно проходит каждый отдельный вид или определенная биологическая группа растений, зависит от их происхождения, а для отдельного сезона — от погодных условий. Другими словами, растения, принадлежащие к различным биологическим группам, могут в своем сезонном развитии проходить различное количество фенофаз. Отсюда и вытекает необходимость дифференцированного подхода к выделению отдельных фенофаз у разных групп растений и индивидуальный подход к ним при проведении фенологических наблюдений.

Подобно А. П. Шенникову (1927) и И. Н. Бейдеман (1954, 1960), мы считаем обязательным при фенологических исследованиях учитывать количество взрослых особей, находящихся в той или иной фенофазе (Беспалова и Борисова, 1960). Это позволяет выявить не только соотношение особей, находящихся в генеративном и в вегетативном состоянии в данном году, но и характер наступления каждой фенофазы (дружный или постепенный переход к следующей фазе развития). Характер этого перехода зависит не только от погоды, но и от возрастного состава популяций видов, входящих в сообщество. Наши исследования показали, что весь цикл сезонного развития у молодых особей проходит несколько быстрее, чем у взрослых растений. С этим в большой степени связана та разновременность наступления одноименных фенофаз, которая наблюдается у популяции растений данного вида в сообществе (фенологическая неоднородность популяции, по И. А. Грудзинской, 1960). Так, ювенильные растения *Ferula songorica* на 2—3 недели подсыхают раньше, чем взрослые вегетативные особи этого вида. Во влажные, но теплые годы особенно резко видна разница в прохождении различных фенофаз у разновозрастных особей, в сухие годы она сглаживается. Кроме того, различные биологические группы растений проходят одинаковое количество фенофаз в разное время и с разной скоростью, что определяется их происхождением.

Дифференцированный подход в фенологических наблюдениях дает возможность более детально выявить особенности сезонного ритма развития каждого отдельного вида растения и различных биологических групп.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — Бейдеман И. Н. (1960). Изучение фенологии растений. В сб.: Полев. геоботаника, II. — Беспалова З. Г. (1961). Биология цветения и опыления некоторых эдификаторов степных и пустынных группировок Центрального Казахстана. В сб.: Матер. Казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Беспалова З. Г. (1962). К эколого-биологической характеристике цветения и диссеминации некоторых видов ковылей. В сб.: Пробл. бот., VI. — Беспалова З. Г. и И. В. Борисова. (1960). Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению биологии степных и пустынных растений и возрастного состава их популяций. В сб.: Программно-методич. зап. по биокомплексн. и геоботанич. изуч. степей и пустынь Центрального Казахстана. — Борисова И. В. (1960). Основные жизненные формы двудольных многолетних травя-

нистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Бот. журн., 1. — Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1959). Изучение ритма сезонного развития степных растений Центрального Казахстана. В сб.: Матер. перв. сесс. научн. совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Ганецкая З. Г. (1960). Эколого-фенологические наблюдения над основными видами растений каменистых степей гор Кокшетау в Казахстане. В сб.: Тр. фенологич. совещ. — Грудзинская И. А. (1960). Сезонное развитие растений в степных лесонасаждениях и изображение его при помощи кривых. В сб.: Тр. фенологич. совещ. — Гуричева Н. П. (1961). Природные условия и растительность сухостепного стационара. В сб.: Матер. Казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Заленский О. В., Т. П. Штанько и М. М. Пономарева. (1961). О фотосинтезе растений Центрального Казахстана. В сб.: Матер. Казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Лавренко Е. М. (Ред.). (1952). Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, II. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Мокеева Е. А. (1945). К биологии пустынной полыни. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 23. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. журн., 5.— Рачковская Е. И. (1961). Характеристика природных условий и растительности пустынного стационара. Матер. Казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Свешникова В. М. (1962). О некоторых эколого-физиологических особенностях ковылей-эдификаторов степных фитоценозов. В сб.: Пробл. бот., VI. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. — Фролова Г. Д. (1955). О роли перекрестного опыления и самоопыления для семенного возобновления белой акации. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LX(2). — Шалыт М. С. (1946). О фитофенологических спектрах. Сов. бот., 4. — Шенников А. П. (1927). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. ст., 2. — Ян Бао-чжэнь. (1959). Интенсивность транспирации некоторых видов грудницево-типчаково-ковылкового сообщества сухих степей Центрального Казахстана. Бот. журн., 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

PHENOLOGICAL OBSERVATIONS IN STEPPE COMMUNITIES WITH THE CONSIDERATION OF THE MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF PLANTS

By Z. G. Bespalova and I. V. Borisova

SUMMARY

Some peculiar features of the biology of plants are described that should be taken into consideration in the course of phenological observations. The observations were carried out during the period from 1957 to 1962 in Central Kazakhstan at two research stations, one of which is situated in the arid steppe and the other one in the desert-steppe.

The results of these phenological observations show the necessity of a differentiated approach to the establishment and characterization of separate phyto-phenological stages in plants with different developmental rhythms, life forms and some other biological features, such as the character of flowering, the mode of pollination and the mode of dissemination.

Индекс 581. 524. 3 : 581.526.533

А. Е. Катенин и В. Ф. Шамурин

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ ПОРОД НА ГАРЯХ В РАЙОНЕ ЗАЛИВА КОРФА (КОРЯКСКАЯ ЗЕМЛЯ)

С 7 рисунками

(Получено 21 I 1963)

Пожары наносят значительный урон ценным для народного хозяйства насаждениям. В связи с этим большой интерес представляет изучение последствий пожаров и восстановления растительности на гарях, особенно в районах Крайнего Севера, где возобновление растений обычно затруднено.

Работая в 1960 г. в составе Камчатской комплексной экспедиции в Корякском национальном округе, мы столкнулись с фактами частых пожаров, которые нередки близ поселков и захватывают значительные площади. Один из таких пожаров произошел в 1957 г. (и продолжался в 1958 г.) в окрестностях пос. Култушное Олюторского района.

Всхолмленная приморская равнина в окрестностях пос. Култушное ограничена с юга морем; с севера и запада, в 3—4 км от берега, — горной грядой (до 200 м высоты) с шатрообразной горой Пипивитхан, высотой около 600 м, а с востока и северо-востока — р. Култушной.

В результате пожара выгорела растительность на части равнины вдоль юго-восточных склонов гряды и на склонах горы Пипивитхан до высоты 400 м, на площади около 25 кв. км. На этой площади остались нетронутыми отдельные участки, защищенные от огня озерами, ручьями и болотами, а также сырые луга по ручьям и участки в распадках гор. На западные и северо-западные склоны отрогов огонь не перешел из-за разреженности растительности на гребнях гор. Наличие невыгоревших участков, остатки растений на горелых местах, а также сравнение с соседними частями равнины, незатронутыми пожаром, позволяют восстановить характер растительного покрова на захваченной гарью территории.

В целом для описываемой местности наиболее характерны сообщества кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Rgl., ольховника камчатского *Alnaster kamtschaticus* (Kom.) Czerep. и смешанные ольховниково-кедровниковые сообщества.[1] Меньшие площади занимают сообщества березки Миддендорфа (*Betula middendorfii* Trautv. et Mey.). На ровных участках широко распространены пушицевые кочкарники, осоково-кустарничковые моховые тундры, пятнистые осочково-разнотравные и злаково-разнотравные моховые тундры. На очень небольших площадях встречаются сфагновые и осоково-сфагновые болота. К горным склонам южной и юго-

[1] Указанный район, согласно Геоботанической карте СССР (Растительный покров СССР, 1956), значится в контуре притихоокеанских и восточносибирских зарослей кедрового стланика и ольхово-кедровых зарослей. По Б. Н. Городкову (1933), он относится к горно-лесотундровому району побережья Берингова моря. Непосредственных данных о растительности рассматриваемого нами Олюторского района нет; имеются лишь работы В. Б. Сочавы (1932), Б. Н. Городкова (1933, 1935) и Б. А. Тихомирова (1935) о растительности соседнего Пенжинского района.

восточной экспозиции приурочены разреженные рощи каменной березы (*Betula ermani* Cham.).

В 1960 г., на третий год после пожара, территория гари все еще носила следы недавнего выгорания. Первоначальное заселение гари растениями происходит очень неравномерно, в зависимости от характера бывшей здесь растительности, степени выгорания напочвенного покрова и микрорельефа. Основные массивы кедровников и ольховников, щебнистые вершины холмов и кочкарные пушичники до сих пор почти не заросли, и растительностью, характерной для гарей, занято не более одной трети выгоревшей территории. Только при внимательном исследовании участков, лишенных с первого взгляда растительности, под переплетением обгорелых стволиков кедрового стланика на черном горевом субстрате можно увидеть всходы растений — пионеров освоения гарей. Такая картина первичного заселения гари наблюдалась нами на участках из-под кедрового стланика, под которым была развита дернина из зеленых и сфагновых мхов (рис. 1). Здесь в первую очередь заселяются те места, где лишайниково-моховой покров сгорел до минерального грунта. В более влажных микропонижениях обычно поселяется сначала мох *Ceratodon purpureus* (L.) Brid., затягивающий эти понижения; обычно здесь же встречаются отдельные растеньица *Polytrichum* sp. и талломы печеночника *Marchantia polymorpha* L.[1] К этим же местам приурочена основная масса всходов цветковых травянистых растений: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и *Calamagrostis* spp. и кустарников *Betula middendorfii* и *Alnaster kamtschaticus*. Указанная закономерность проявляется и на больших площадях: наиболее быстро и обильно заселяются участки с мелкоземистым минеральным грунтом, удобренным золой и наиболее медленно те участки, на которых сфагновая дернина, неблагоприятная для прорастания семян, обгорела лишь сверху.

Все встреченные на гари растения можно подразделить на 4 группы.

1. Растения — пионеры заселения гарей, получившие в нашем районе значительное распространение в связи с пожаром, — это *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) P. B., *C. lapponica* (Wahlb.) Hartm. и *C. langsdorffii* (Link.) Trin., *Marchantia polymorpha*, *Ceratodon purpureus* и др. По А. А. Корчагину (1954), все они относятся к группе видов временно обильных на пожарищах.

Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) чаще всего встречается на гари ольхово-кедровниковых зарослей с каменной березой и в кедровниках на холмах на сравнительно бедных и каменистых почвах. Иван-чай встречается и на нетронутых пожаром местах, в частности, по каменистым вершинам холмов и на приморских береговых откосах. Эти места являются, по-видимому, теми природными питомниками, откуда происходит заселение гарей иван-чаем.

Наибольшие площади на гари занимают заросли вейников, предпочитающих местообитания с мощным слоем мелкозема и хорошим увлажнением, в основном по склонам гряды и холмов на месте ольховников и сообществ каменной березы. Здесь, среди валежника и на горевших луговинных участках, вейники достигают 1—1.5 м высоты. Менее густые низкие заросли вейника в смеси с другими видами распространены на месте ерников из березки Миддендорфа, зарослей кедрового стланика и тундровых сообществ на равнине. На освободившуюся от пожара территорию вейник распространился из сообществ каменной березы и ольховника, где он присутствует постоянно в незначительных количествах, находясь обычно в угнетенном состоянии.

В сильно увлажненных понижениях на горелых пушичниках и в кедровниках с торфянистым субстратом развиваются большие пятна *Marchantia polymorpha*. В лужах на гари иногда встречаются пленки печеночника

[1] Пионерная роль мхов в заселении гарей кедрового стланика в Пенжинском районе Корякского национального округа отмечалась еще Б. А. Тихомировым (1933).

Cephalozia fluitans Spruce. На более сухих местах встречаются обычный для гарей мох *Ceratodon purpureus* и *Polytrichum piliferum* Schreb.

2. Растения коренных сообществ, сохранившиеся на небольших участках, нетронутых пожаром. Сюда относятся, с одной стороны, обита-

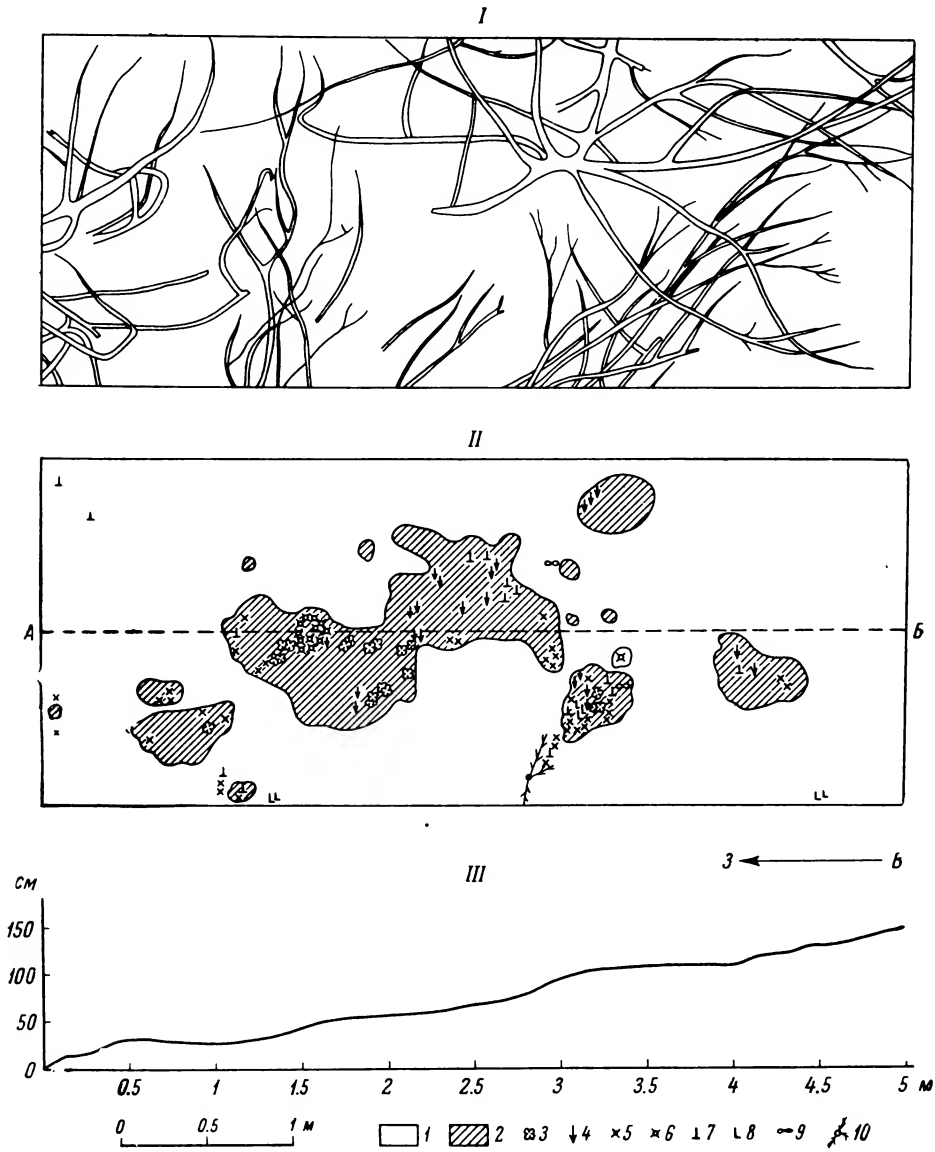


Рис. 1. Характер заселения растениями участка гари кедрового стланика (третий год после пожара).

I — проекция обгорелых крон погибшего кедрового стланика; *II* — характер восстановления растительного покрова под кронами кедрового стланика на той же площадке: *1* — горелый субстрат, *2* — участки мха *Ceratodon purpureus*, *3* — *Marchantia polimorpha*, *4* — *Polytrichum* sp., *5* — ювенильные особи иван-чая, *6* — плодоносящие особи иван-чая, *7* — вегетативные побеги вейника, *8* — всходы злаков (вейника), *9* — всходы березки Миддендорфа, *10* — порослевый экземпляр березки Миддендорфа; *III* — профиль участка по линии *А—Б*.

тели влажных мест, такие как *Arctophila fulva* (Trin.) Anders. и *Eriophorum chamissonis* С. А. М., пышно развившиеся местами в прибрежной части небольших водоемов, а также *Iris setosa* Pall., *Polemonium acutiflorum* Willd., *Ranunculus gmelini* DC., *Carex loliacea* L. и *Luzula rufescens* Fisch., сохранившиеся во влажных понижениях и разросшиеся в виде больших

куртин. Размножение их идет как вегетативным путем, так и семенами. С другой стороны, можно указать растения сухих местообитаний, такие как *Cnidium ajanense* (Regl. et Til.) Drude и *Dicentra peregrina* (Rudolphi) Fedde, встречающиеся на щебнистых вершинах холмов.

3. Растения коренных сообществ, испытавшие непосредственное воздействие пожара и после него изменившие характер развития — *Vaccinium vitis-idaea* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Small., *Spiraea beauverdiana* Fisch. В уцелевших после пожара куртинах указанных видов наблюдается образование большого количества цветочных побегов с крупными листьями. По сравнению с растениями, не испытавшими действие пожара, у особей на пожарищах наблюдается значительное увеличение числа цветков в соцветиях. Например, у *Ledum decumbens*, цветки которого приобрели необычный для них розовый оттенок, на пожарищах в крупных соцветиях насчитывалось до 120 цветков, а в среднем в соцветиях по 35 цветков (для 100 соцветий), в то время как на нетронутых огнем участках их количество было в 2—3 раза меньшим. У *Vaccinium vitis-idaea* на горелых местах часто встречалось 6—8 цветков в соцветии, в то время как на уцелевших от огня участках обычно наблюдалось 3—5 цветков в соцветии. Соответственно большей на горелых местах была и семенная продуктивность указанных видов. На перечисленных растениях благоприятно сказались последствия пожара — обогащение почвы, уничтожение мохового покрова и затеняющего кустарникового яруса. На увеличение обилия и улучшение роста после пожара некоторых вегетативно размножающихся кустарничков, а именно *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* L. и *V. myrtillus* L., указывают Пушкина, (1938, 1960), Корчагин (1954) и др. В ряде случаев было отмечено также усиление вегетативного роста вследствие подтока питательных веществ с горелых мест у *Rubus chamaemorus* L., растущей в пониженных местах у кромки пожарища.

4. Всходы (подрост) деревьев и кустарников, доминировавших в сообществах до пожара: *Betula ermani*, *B. middendorfii*, *Alnaster kamtschaticus*, *Pinus pumila*.

Для более детального изучения процесса восстановления перечисленных пород на гарях нами было заложено несколько площадок по 0.25 кв. м на участках с обильным возобновлением каменной березы, ольховника камчатского и березки Миддендорфа. Нами были собраны также гнезда подроста кедрового стланика на негорелых участках внутри всей границы территории, захваченной пожаром.

Возобновление каменной березы

Характерные для Камчатки сообщества каменной березы, описание которых можно встретить у целого ряда авторов (Овсянников, 1929; Павлов, 1936; Биркенгоф, 1938; Васильев, 1941; Чижиков, 1951; Стариков и Дьяконов, 1952, и др.), находятся в нашем районе у северного предела своего распространения. Они представлены редколесьями, расположенными в нижней части склонов гор южной и юго-восточной экспозиции на высоте от 50 до 150 м над ур. м. Расстояние между деревьями 3—5 м, высота взрослых деревьев 10—15 м, с диаметром ствола до 50 см; древостой разновозрастный (табл. 1). В подлеске обычны *Alnaster kamtschaticus* и *Sorbus sambucifolia* Trautv. Судя по отдельным, уцелевшим от пожара участочкам, травяно-кустарничковый ярус был представлен *Calamagrostis* sp., *Spiraea beauverdiana* и *Vaccinium vitis-idaea*.

В каменных березняках прошел низовой пожар, уничтоживший напочвенный покров и кустарничковый ярус. В связи с тем, что береза растет на каменистых склонах с маломощными почвами и имеет поверхностную корневую систему, низовой пожар вызвал обгорание корней и гибель древостоя. В ряде случаев деревья повалены ветром и корнями выворочен слой каменистой почвы до материнской породы. Подобное явление на При-

ТАБЛИЦА 1

Возраст, высота и диаметр модельных деревьев каменной березы в редколесных сообществах близ пос. Култушного

Возраст (годы)	Высота ствола (в м)	Диаметр на высоте 1 м (в см)	Возраст (годы)	Высота ствола (в м)	Диаметр на высоте 1 м (в см)
140	10	50	100	8	15
140	11	25	90	7	13
130	10	17	50	5	6
120	9	16	45	5	6.5

полярном Урале наблюдал М. Ф. Беляков (1949). Таким образом, гарь березняков является валежно-сухостойной (Мелехов, 1948). В результате пожара погибли все березняки, расположенные на южных склонах горы Пипивитхан и ее отрогах. На холмах в предгорной части равнины остались отдельные неплодоносящие молодые экземпляры, и лишь местами на гари сохранились небольшие группы взрослых деревьев.

На гари березняков среди поваленных стволов берез и сухостоя ольховника, заросших вейником, мы часто встречали участки, покрытые густой щеткой подроста каменной березы. Они расположены на слабо наклоненных к югу плоских склонах со значительным слоем мелкозема. Размеры этих участков достигали 100—300 кв. м. На этих полянках среди сухостойно-валежной гари есть сухие стволы березы и ольховника, но валежника на них меньше, чем на остальной территории гари березняков.

В этих местах благодаря накоплению снега зимой, хорошему прогреванию субстрата и умеренному затенению летом создались хорошие условия для прорастания семян в рыхлом, обогащенном золой верхнем слое почвы. Подобную приуроченность всходов березы на гарях к «пологим склонам» и плоским лощинам, где накапливаются и прорастают сдуваемые ветром семена, отмечает и Н. М. Пушкина (1938) для Кольского полуострова.

Подрост на упомянутых полянках располагался так густо, что нельзя было обнаружить под его покровом ни травянистых растений, ни мхов. В центре одной из таких полян с подростом, на южном склоне горы (на высоте 60—70 м над ур. м.) были заложены две учетных площадки по 0.25 кв. м. С них раздельно собраны все живые и отмершие растения подроста (рис. 2). Затем отдельно для каждой площадки они были разделены в поле на группы по высоте и внешнему облику. В лабораторных условиях измерялись высота от корневой шейки до верхушечной почки и диаметр стволика у корневой шейки и определялся возраст растений по годичным кольцам на срезе и по следам почечных чешуй на стволике. Подобной же обработке повергся подрост и других рассматриваемых пород.

В первый год количество всходов на площадках достигало огромной цифры 266—842 штуки на 0.25 кв. м (табл. 2), что в перечислении на гектар составило бы до 33 680 000! Приведенные нами цифры, вероятно, еще несколько занижены, так как часть отмерших всходов уже сгнила и могла быть не учтена при подсчетах.

Все живые растения имели возраст 3 года, а большинство отмерших 2 года, причем некоторые отмерли в начале, а другие в конце вегетации второго года. Количество отмершего подроста по отношению к его общему числу, несмотря на различные абсолютные числа, примерно отдинаково на обеих площадках и составляет 55—56% от всех растений (табл. 2).

Уже в поле мы обратили внимание на то, что количество растений, максимальная высота и степень их дифференциации на площадках неодинаковы. На второй площадке (с меньшим количеством растений) разница между максимальной (81 см) и минимальной (7 см) высотой больше, чем

на первой площадке (табл. 2), где максимальная высота растений равнялась 62 см, а минимальная 17 см. Из-за чрезвычайно высокой плотности стояния конкуренция между всходами на первой площадке с самого начала оказалась, по-видимому, настолько сильной, что значительно снизился

Рис. 2. Живой и отмерший подрост каменной березы.
А — живой подрост; Б — отмерший подрост.

прирост всех особей и произошла нивелировка индивидуальных отличий отдельных особей.

При разбивке подроста на классы по высоте и диаметру на обеих площадках не вычленились резко те группы, которые были намечены в поле по внешнему облику растепий. Наблюдаются плавные переходы от группы

ТАБЛИЦА 2

Численность и характер подроста каменной березы на выборочных площадках (0.25 кв. м)

Размеры подроста	Площадка *I*			Площадка *II*		
	живые растения	отмершие растения	всего	живые растения	отмершие растения	всего
Высота стволика (в см):						
максимальная	62	40	—	81	40	—
минимальная	17	4	—	7	2	—
средняя [1]	37	10	—	41	15	—
Диаметр стволика (в мм):						
максимальный	4	—	—	7	—	—
минимальный	1	—	—	1	—	—
средний	3	—	—	4	—	—
Число экземпляров на площадке	375	467	842	119	147	266
В % от общего числа экземпляров на площадке	44.5	55.5	100	44	56	100

[1] Во всех случаях приводятся средние арифметические величины.

наиболее рослых особей — вероятных победителей в конкуренции, до группы слабых растений — кандидатов на отмирание в третьем году (рис. 2 и 3). Учитывая редкостойность взрослых сообществ каменной березы, можно ожидать интенсивного самоизреживания и в последующие годы.

На основании измерения годичного прироста растений выявилось, что в первый год прирост колеблется от 1 до 10 см, во второй от 7 до 33 см, а в третий (в период наблюдений вегетация еще не закончилась) от 2 до 20 см. Наибольший прирост был во второй год, который явился годом начала резкой дифференциации и самоизреживания подроста.

Кроме образцов с учетных площадок, были собраны отдельные экземпляры подроста березы со склонов ямы, образованной вывернутыми корнями березы при ее падении. Эти растения оказались в условиях, резко отличающихся от условий, существующих в местах массового развития подроста. Упавшие осенью после пожара деревья оголили каменистую материнскую породу, не обогащенную гумусом и золой. Вывороченные корни деревьев с почвой и остатками подстилки образовали экран в 3—4 кв. м, закрывающий эти оголенные участки от солнца с юга, юго-востока и юго-запада, так как склон обращен к югу, а стволы падали вниз по склону.

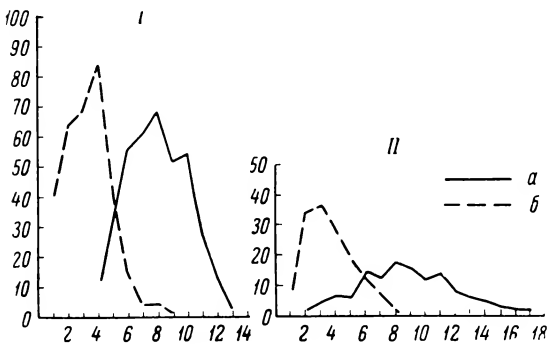


Рис. 3. Распределение подроста каменной березы по классам высоты на площадках *I* и *II*.

а — живой подрост; *б* — отмерший подрост. *По оси ординат* — количество растений в классе; *по оси абсцисс* — классы растений объемом в 5 см (*1* — 1—5 см, *2* — 6—10 см, *3* — 11—15 см и т. д.).

Всходы из семян, занесенных сюда после пожара, оказались на бедных почвах, в условиях сильного затенения и более низких температур воздуха. В первое лето (1958 г.) проросли только немногие семена (из собранных нами 34 растений 4 были трехлетними, остальные 30 растений имели возраст 2 года). При сравнении трехлетних растений из этого места с одновозрастными растениями с уже описанных нами площадок выступает резкая разница в их развитии. Средняя высота первых составляла 2 см, в то время как самое низкое растение на площадках имело высоту 7 см, а средняя высота их равнялась 37—41 см. Высота двухлетних растений из-под корней березы колеблется от 0.5 до 2.5 см, наибольшее количество растений имеет высоту от 0.6 до 1.5 см и средняя высота их равна 1 см, а диаметр не превышает 1 мм. Листья у этих растений немногочисленные и мелкие. часто наблюдается отмирание главного стволика и развитие побега из боковых почек. Эти растения размерами напоминают отмершие растения, собранные на площадках.

Встает вопрос об источнике семян, из которых образовались эти заросли подроста. На гари сохранились лишь молодые неплодоносящие деревья до 2 м высоты и очень небольшое число взрослых деревьев, на которых мы не нашли семян. Занос семян с соседних негорелых участков в большом количестве маловероятен, так как наиболее близко расположенные рощи берез находятся за гребнем горы Пипивитхан в изолированных долинах на расстоянии 4—5 км от гари и на склонах гор в 10—15 км к востоку от гари. Значительная удаленность, отсутствие попутных ветров и преграда в виде горы высотой 600 м, несомненно препятствуют заносу семян березы на гарь. Сохранение семян в почве маловероятно из-за сгорания подстилки и сильного прокаливания верхних слоев почвы.

При выяснении вопроса о происхождении семян мы обратили внимание на слабое повреждение огнем стволов и крон берез. Следы огня на коре

не поднимаются выше 1 м, в то время как крона прикрепляется на высоте 2—3 м. Кроме того, на отмерших деревьях мы находили иногда ветви с сохранившимися старыми сережками. Это все указывает на то, что во время пожара кроны не были затронуты огнем, а гибель деревьев наступила только из-за обгорания корней. Такой характер воздействия пожара на березу отмечался и в литературе (Корчагин, 1954). Так как пожар произошел осенью, можно предположить, что на пораженных пожаром деревьях семена дозрели и на следующее лето проросли в местах, куда их занесло ветром и водой. Подобный случай у сосны описывает Б. П. Васильков (1933) на гари сосняков в Марийской АССР. Н. М. Пушкина (1938) отмечает, что семенное возобновление березы наблюдается часто после пожаров, прошедших летом, когда семена березы уже созрели.

Таким образом, сильное и массовое возобновление березы наблюдалось лишь в отдельных, наиболее благоприятных для этого местах с плодородной почвой и умеренным количеством валежника. Другие участки гари каменноберезняков были заняты либо вейником, либо зарослями иванчая.

В целом для каменноберезняков Камчатки отмечается их слабая возобновляемость (Павлов, 1936; Чижиков, 1951, и др.). Мы также обратили внимание на отсутствие всходов и молодого подроста каменной березы в ее сообществах, находящихся за пределами гари.

Наблюдавшееся нами обильное семенное возобновление каменной березы показывает, что причина ее слабой возобновляемости заключается в отсутствии благоприятных условий для развития всходов в нетронутых огнем сообществах. Количество же семян и их всхожесть даже на северном пределе распространения каменной березы оказались вполне достаточными для интенсивного ее возобновления.

Массовое развитие всходов березы на гари является следствием того, что в результате уничтожения мохово-травяного покрова и исключения конкуренции со стороны взрослых деревьев создаются благоприятные условия для прорастания семян, что отмечается также другими авторами (Стариков и Дьяконов, 1952, и др.).

Поведение каменной березы в отношении ее возобновляемости на гари на севере Камчатки сходно с поведением других видов берез на гарях лесной зоны.

Возобновление ольховника камчатского

Сообщества ольховника камчатского занимают вершины и пологие склоны холмов на предгорной части равнины, а на склонах горы Пипивитхан участки по долинам ручьев, в ложбинах и около снежников с хорошим увлажнением и достаточно толстым слоем мелкозема.

На склонах холмов, на равнине и реже в горах ольховники представлены невысокими деревцами до 2—3 м высоты, с толстыми, до 15 см в диаметре, стелющимися по земле и приподнимающимися стволами, имеющими возраст до 50 лет на равнине и до 90 лет в горах. Под их сомкнутыми кронами на почве развит негустой травяной покров из хвоща лесного, мятлика арктического, вейника, плауна, поляники и седмичника, часто со *Spiraea beauverdiana*. Моховой покров не сплошной. Площади чистых ольховников из *Alnaster kamtschaticus* незначительны, но группы кустов его часто встречаются среди зарослей кедрового стланика. Вместе они образуют смешанные сообщества и создают подлесок в редкостойных сообществах каменной березы.

Горные ольховники большей частью менее сомкнуты; ольховник камчатский имеет здесь преимущественно форму куста с множеством вертикальных ветвей или же стелется по земле на крутых склонах. В горных ольховниках большую роль играют кустарнички *Vaccinium uliginosum*,

V. vitis-idaea, *Empetrum nigrum* L. s. l., *Arctous alpina* (L.) Nied., а также лишайники.

Во время пожара большинство ольховников из-за незначительной площади, занимаемой ими, и из-за близкого соседства с кедровым стлаником, полностью выгорело. На обгоревших кустах очень редко попадаются сохранившиеся живыми отдельные ветви. Мы не наблюдали случаев порослевого возобновления, хотя в литературе есть указания на образование порослей у ольховника кустарникового (*Alnaster fruticosus* Ldb.) на гарях (Уткин, 1961, и др.).

Гари ольховников (чистых и с примесью кедрового стланика) в большинстве случаев сильно заросли вейником и иван-чаем и представляют сейчас из-за сухостоя и поваленных стволиков труднопроходимые пространства. Ввиду значительного распространения куртин и отдельных кустов ольховника на окружающей гарь территории и сохранения его на негорелых «островках», занос семян на гарь происходит легко. Однако из-за сильного развития трав на гари ольховника возобновление его здесь затруднено. Возможно также, что больший чем у березы вес семян затрудняет перенос их ветром на большие расстояния. Поэтому пятна подроста встречаются не часто и приурочены к незахламленным и незаросшим местам.

Участок, на котором были заложены площадки, находился на понижении между холмами близ берега озера в условиях хорошего увлажнения и дренажа. На пятнах с обильным подростом было заложено три площадки по 0.25 кв. м. Подрост располагался на выгоревшем грунте, покрытом *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum* sp. и *Marchantia polymorpha*. Кое-где встречались отдельные ювенильные растения вейника.

На площадке *I*, непосредственно под тонким слоем живых мхов, прикрывающих небольшой слой насыщенного золой гумуса (1 см), находится влажный минеральный грунт с большим количеством гальки. Живые кусты ольховника располагаются на расстоянии 3 м, а березки Миддендорфа на расстоянии 10—15 м от площадки. Проективное покрытие подроста 50%.

На площадках *II* и *III* обогащенный золой гумусовый горизонт более мощный (2—3 см), чем на первой площадке; ниже также идет галька. В 1.5 м от обеих площадок находится взрослый живой куст ольховника.

На площадке *I* кроме подроста ольховника, имелось значительное число подроста березки Миддендорфа. Площадки *II* и *III*, расположенные близ взрослого куста ольховника, были заняты подростом ольховника, на 2-й площадке обнаружены два всхода березки (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Численность и характер подроста ольховника камчатского и березки Миддендорфа на выборочных площадках (0.25 кв. м)

Размеры подроста	Площадка *I*		Площадка *II*		Площадка *III*	
	Alnaster kamtschaticus	*Betula middendorfii*	*Alnaster kamtschaticus*	*Betula middendorfii*	*Alnaster kamtschaticus*	*Betula middendorfii*
Высота стволика (в см):						
максимальная	20	16	18	3.5	19	—
минимальная	0.5	1	0.5	3	0.5	—
средняя	6	4	5	3	9	—
Диаметр стволика (в мм):						
максимальный	6	3	6	2	7	—
минимальный	1	0.5	1.5	1.5	1	—
средний	2.5	1	3	2	3	—
Число живых растений	57	33	78	2	94	—
Число отмерших растений	—	—	—	—	3	—

При выявлении дифференциации растений по степени развития определялось количество их в классах по абсолютной высоте растений и по суммарной длине ветвей. Это было сделано для того, чтобы выяснить, какой из показателей (высота растения или сумма длин ветвей) лучше характеризует развитие особей данного вида, так как уже в трехлетнем возрасте вследствие отмирания верхушечной почки главного побега растения имеют ярко выраженную кустообразную форму.

Все растения на площадках, несмотря на резкое различие в развитии отдельных особей (рис. 4), имели возраст 3 года. Такой же возраст был и у подроста березки Миддендорфа, встречающегося на площадках.

Высота растений ольховника на площадках колебалась от 0.5 до 20 см, при средней высоте их на разных площадках 5, 6 и 9 см. Максимальная средняя высота растений (9 см) наблюдалась на площадке *III* с наибольшим числом растений. По-видимому, здесь сказалась роль подгона, вызванного густым стоянием растений.

Рис. 4. Трехлетний подрост ольховника камчатского.

По абсолютной высоте растения дифференцированы сравнительно не резко; наибольшее количество их имеет от 3 до 14 см и 3—5 растений до 18—20 см (рис. 5). При учете суммарной длины ветвей выявляется сильная дифференциация растений ольховника и наблюдается различие по этому показателю между растениями разных площадок (рис. 5).

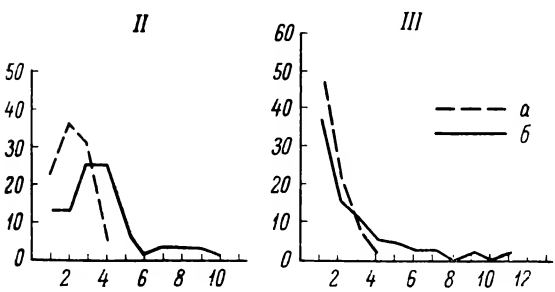


Рис. 5. Распределение подроста ольховника камчатского по классам высоты на *II* и *III* площадках по высоте (*а*) и по сумме длин ветвей (*б*).

По оси ординат — количество растений в классе; *по оси абсцисс* — классы растений объемом в 5 см.

Среди растений ольховника на площадках было 20% одноветвистых; 64% составляли растения с числом ветвей от 2 до 5 и только 16% имели от 6 до 12 ветвей. При установлении зависимости между высотой растений и количеством ветвей выявилось, что по одному стволику имеют растения высотой от 0.5 до 5 см (в среднем 3 см), подавленные в своем развитии. Основная масса подроста, высотой от 3 до 14 см, имеет от 3 до 5 ветвей, а более 5 ветвей имеют несколько самых высоких растений. Таким образом, ольховник уже с трехлетнего возраста приобретает форму куста, и у самых здоровых и сильных экземпляров она выражена наиболее резко.

На 1-й и 2-й площадках, где подрост еще не сомкнулся, не было найдено отмерших растений. Лишь на 3-й площадке, где проективное покрытие подроста достигало 90%, найдено три отмерших экземпляра.

Таким образом, в местах удобных для поселения всходов семенное возобновление ольховника проходит успешно. Однако оно в сильной степени лимитируется недостатком его семян на гари. Показателен тот факт, что площадка, удаленная от кустов ольховника всего на 3 м, уже в значительной степени была заселена всходами березки Миддендорфа, легкие семена которой далеко разносятся ветром. С другой стороны, одновозрастность подроста ольховника показывает, что он, подобно подросту каменной березы, развился, по-видимому, из семян, которые созрели в год пожара на кустах ольховника, расположенных близ площадок. В последующие годы пострадавшие от огня кусты, вероятно, не давали семян; не было семян на этих кустах и в год наших наблюдений.

Возобновление березки Миддендорфа

Сообщества березки Миддендорфа занимают значительные площади только в приморской части равнины на участках с хорошим дренажем и легкими почвами без подстилающей каменистой материнской породы.

В понижениях рельефа встречаются кустарничково-зеленомошные ерники с кустами березки до 1.5—2 м высоты. При диаметре ствола до 3 см березка достигает возраста 50 лет. Редкий травяно-кустарничковый ярус в таких сообществах образован *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens* и несколькими видами мятлика. По склонам и вершинам невысоких холмов расположены низкие угнетенные ерники с багульником и мхами, в них на полянах располагаются пятна лишайников. Однако отдельные экземпляры и группы березок часто встречаются по всему району в различных сообществах в качестве примеси. Сообщества березки Миддендорфа затронуты пожаром лишь частично. После пожара березка отмерла, напочвенный ярус погиб, на гари остались сухие стволики, а участки заросли вейником и иван-чаем.

В предгорной части равнины, вне гари чистых ерников, нами были заложены две учетных площадки по 0.25 кв. м на участке с интенсивным возобновлением березки. Участок представлял собою плоскую вершину холма, которая до пожара была занята зарослями кедрового стланика с примесью березки Миддендорфа. Подрост развивался на довольно рыхлом мелкоземистом субстрате, перемешанном с золой. Перегоревший рыхлый гумусовый слой был более мощным на площадке *II*, поэтому всходы здесь оказались в более благоприятных почвенных условиях.

Определение возраста показало, что все растения березки от самых крупных до самых мелких были трехлетними.

ТАБЛИЦА 4

Численность и характер подроста березки Миддендорфа на выборочных площадках (0.25 кв. м)

Размеры подроста	Площадка *I*	Площадка *II*
Высота стволика (в см):		
максимальная	28	40
минимальная	5	5
средняя	16	20.7
Диаметр стволика (в мм):		
максимальный	5	6
минимальный	0.8	0.8
средний	3	2
Число экземпляров на площадке	267+1 *	243

* Один экземпляр подроста ольховника камчатского.

Высота подроста колебалась от 5 до 40 см, составляя в среднем на площадке *I* 16 см, на площадке *II*—21 см (табл. 4). Наибольшее число растений на обеих площадках имело высоту от 8 до 31 см (рис. 6 и 7).

Степень дифференциации подроста по высоте была больше на площадке *II*, где густота растений была несколько меньше (на 9%), а почвенные

Рис. 6. Трехлетний подрост березки Миддендорфа.

условия более благоприятны. В целом растения на площадке *II* были более рослыми (рис. 7).

На обеих площадках больше половины растений имели по одной ветви, 2—3 главных ветви имели около 40% растений, по 4—7 ветвей насчитывалось лишь у 8% растений. Одноветвистые растения по высоте, в отличие от подроста ольховника, мало отличались от многоветвистых особей. Наличие большого числа хорошо развитых неветвящихся особей указывает на то, что у березки Миддендорфа, по крайней мере в ранних фазах ее роста, кустарниковая форма менее выражена, чем у ольховника камчатского.

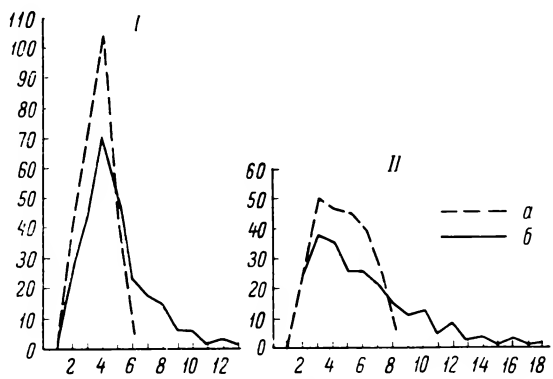


Рис. 7. Распределение подроста березки Миддендорфа по классам высоты на площадках *I* и *II* по высоте (*а*) и по сумме длин ветвей (*б*).

По оси ординат — количество растений в классе; *по оси абсцисс* — классы растений объемом в 5 см.

Несмотря на большую плотность стояния особей (243 всхода на одной площадке и 268 на другой), погибших всходов не было найдено. Отдельные растения, сохранившиеся на гари, и занос летучих семян березки с окружающих территорий создали условия для возобновления березки Миддендорфа на гари в местах, благоприятных для развития всходов. И действительно, на холмистой предгорной равнине подрост березки Миддендорфа встречается часто, местами образуя заросли, в то время как возобновление ольховника более редко и приурочено к небольшому числу участков.

В отдельных случаях наблюдается также вегетативное возобновление березки Миддендорфа от растений, частично пострадавших от пожара, но по сравнению с семенным возобновлением оно имеет ограниченное значение.

Возобновление кедрового стланика

Кедровый стланик, интересные биологические свойства которого освещены в ряде работ (Тихомиров, 1933, 1935, 1949; Пивник, 1958; Гроссет, 1959; Тихомиров и Пивник, 1961, и др.), доминировал в сообществах на большей части территории, захваченной пожаром.

Сообщества кедрового стланика, преобладающие в районе, на основании сделанных описаний можно подразделить на следующие группировки: 1) густые заросли высоких кустов с напочвенным покровом из политрихума и с незначительным обилием брусники, расположенные по холмам на равнине, в условиях среднего увлажнения; 2) заросли низких угнетенных кустов с большими фрагментами осоково-моховой тундры, под кустами кедрового стланика — плевроциум и сфагны, по плоским вершинам и пологим склонам холмов в предгорном районе; 3) горные и равнинные мертвопокровные заросли кедрового стланика с лишайниковыми полянами.

От пожара пострадали преимущественно сомкнутые моховые, мертвопокровные и комплексные лишайниковые кедровники. Не тронуты пожаром фрагменты различных сообществ кедрового стланика на отдельных холмах, окруженные тундровыми или болотными группировками. Но наиболее часто оставались негоревшими комплексные заросли с фрагментами осоково-моховых тундр.

Возраст погибших кустов кедрового стланика, определявшийся на гари в заболоченных разреженных сообществах, колеблется от 60 до 140 лет.

Несмотря на наличие групп кедровника, сохранившихся на гарях, и на близкое соседство окружающих гарь зарослей стланика, возобновление его идет слабо. Участки, подвергшиеся выгоранию, практически не восстанавливаются. Это происходит по ряду причин. При пожаре были уничтожены гнезда подроста, находившиеся на горелых участках, и орешки кедрового стланика в почве. Отдельные гнезда подроста сохранились лишь в неблагоприятных для роста стланика местах, главным образом на дикраново-сфагновых болотах среди гари. Частично пострадавшие от пожара и сохранившиеся на островках среди гари растения в первые годы после пожара не смогли дать семян из-за повреждений. В последующие годы, из-за сокращения площади кормовых стаций, шишки, образовавшиеся на этих растениях, еще зелеными, до созревания, уничтожались различными грызунами. Так, например, на участке сообщества кедрового стланика площадью 150 кв. м, расположенного среди гари, в конце августа не удалось собрать ни одной зрелой шишки с семенами, а непосредственно под кустами было собрано 122 срезанных и полувыеденных грызунами шишки. В связи с тем, что различные животные (суслик-еврaжка, бурундуки и мышевидные грызуны) поедают орешки незрелыми, потерянные ими семена не дают всходов. За время пребывания в районе пожара мы ни разу не встретили кедровку, являющуюся основным разносчиком семян кедрового стланика (Тихомиров, 1933, 1949, и др.). Она встречалась лишь в зарослях кедрового стланика на горе Пипивитхан и в больших массивах его далеко от гари.

При подробном картировании участка гари площадью 50 кв. м был встречен один случайный двухлетний экземпляр кедрового стланика. Около него не было никаких следов отмерших всходов или остатков шишек. В связи с отсутствием всходов на гари о возобновлении кедрового стланика в целом на обследованной территории можно судить по гнездам всходов, найденным на болотах. Возобновление кедрового стланика на болотах в Пенжинском районе ранее отмечал Тихомиров (1933).

Гнезда подроста обычно встречаются на торфяниках со сфагновым (*Sphagnum lenense*) и дикраново-сфагновым покровом. Остатки орешков

расположены в торфе на глубине около 6 см на небольшом удалении от кустов кедрового стланика, но не в его сообществах. Всего нами для учета было взято 22 гнезда. В них определялось количество орешков, отмерших растений, число, размеры и возраст живых растений. Среди гнезд выделялись два с растениями в возрасте 15—20 лет, в то время как возраст подроста во всех остальных гнездах колебался от 4 до 8 лет (табл. 5). Среднее

ТАБЛИЦА 5

Характеристика гнезд с подростом кедрового стланика, найденных на сфагновых и дикраново-сфагновых болотах

№№ гнезд	Число орешков, найденных в гнезде		Число растений		Возраст растений (лет)	№№ гнезд	Число орешков, найденных в гнезде		Число растений		Возраст растений (лет)
	всего	из них непроросших	живых	отмерших			всего	из них непроросших	живых	отмерших	
1	41	—	40	13	4—5	7	11	—	10	1	6—7
2	15	2	9	1	6—8	8	11	1	7	—	7
3	17	3	10	—	7—8	9	23	—	16	—	7
4	17	—	12	2	6—7	10	55	—	16	30	7—8
5	59	7	37	10	5—6	11	11	1	8	1	6—7
6	22	—	15	4	6—7						

количество орешков в гнезде, по данным обследования 11 гнезд, равнялось 25 (от 11 до 59 в различных гнездах). В некоторых гнездах мы нашли непроросшие и хорошо сохранившиеся неповрежденные орешки. Количество живых растений, среднее для 22 гнезд, равнялось 16, при колебании от 3 до 40. Отмершие всходы найдены в 8 гнездах из 11, их число в гнездах колебалось от 1 до 30. По данным для 11 гнезд процент выживания равен в среднем 65 (от 29 до 91% в различных гнездах). Количество отмерших растений в гнездах иногда составляло 1/10 от числа оставшихся в живых, а иногда превосходило число последних в 20 раз.

В связи с тем, что прорастание орешков в гнездах происходит не одновременно, в одном гнезде находятся разновозрастные растения и непроросшие орешки. Разница в возрасте достигает иногда пяти лет, но эти возрастные различия между растениями одного гнезда и растениями разных гнезд внешне почти незаметны. Кроме того, разница в высоте подроста из разных гнезд часто зависит от условий роста: растения, собранные на болоте с быстро растущими и неугнетенными сфагнами, имели своеобразный «подгон» и были выше более старых растений, но растущих в более сухих местах на сфагново-дикрановой дернине с угнетенными сфагнами.

В гнездах с 15—20-летними растениями было соответственно 3 и 6 экземпляров высотой от 14 до 25 см (в этих гнездах мы не нашли остатков отмерших растений и орешков). В гнездах с молодыми растениями количество живых особей было больше, колеблясь от 7 до 40, их размеры варьировали от 6 до 12 см, средняя высота равнялась 9 см. Но, как мы уже говорили, высота определяется не только возрастом растений, но и условиями их произрастания. В гнездах выделяются угнетенные и недавно отмершие экземпляры. Заметна усиленная гибель растений вследствие конкуренции в гнездах с большим количеством всходов (гнезда №№ 1, 5, 10 на табл. 5).

Как уже упоминалось, возобновления кедрового стланика на горелых местах почти не наблюдалось. К аналогичным выводам пришел в свое время и Тихомиров (1933), наблюдавший возобновление растительности на гарях в Пенжинском районе. Основная причина этого — отсутствие

семян. Условия же прорастания орешков и развития всходов на гари вполне благоприятны. Об этом свидетельствовало нахождение на гари отдельных хорошо развитых всходов кедрового стланика, развившихся из случайно попавших сюда семян. Успешность возобновления кедрового стланика на гари при наличии семян подтверждается и в работе Б. А. Тихомирова и С. А. Пивник (1961), в которой приведены данные об образовании густой щетки всходов кедрового стланика на гарях в Якутии.

Заключение

Таким образом, пожары, нередко случающиеся на севере Корякского национального округа, наносят большой урон ценным в хозяйственном отношении сообществам кедрового стланика, ольховника камчатского и березнякам.

Зарастание гарей и восстановление уничтоженной растительности идет медленно. В целом наблюдается разрастание зарослей вейника, иван-чая и других растений, характерных для гарей. Имеет место также семенное возобновление росших здесь до пожара древесных и кустарниковых пород: каменной березы, березки Миддендорфа, ольховника камчатского и кедрового стланика. В темпах возобновления между рассматриваемыми породами имеются существенные различия. Наиболее усиленно и в широких масштабах идет возобновление каменной березы и березки Миддендорфа, которые сохраняют здесь характерную для берез способность к легкому возобновлению на гарях. Всходы и подрост каменной березы приурочены к местам с наиболее благоприятными почвенными и температурными условиями. Для возобновления березы характерна приуроченность к сравнительно небольшим участкам гари, на которых плотность стояния подроста исключительно высока и наблюдается усиленное самоизреживание. Пространства между этими участками нередко совершенно лишены подроста. Такой характер возобновления, возможно, поведет в дальнейшем к формированию сообществ из небольших рощиц (если уцелеет несколько деревьев) или сообществ «паркового» типа, что характерно для сложившихся ценозов каменной березы в данной местности. У березки Миддендорфа это вызовет формирование сплошных, но небольших по размеру зарослей.

Возобновление ольховника камчатского более ограничено и приурочено к немногим местам с богатой гумусом и влажной почвой; нередко к подросту ольховника здесь примешан подрост березки Миддендорфа. Уже трехлетние растения ольховника камчатского имеют ярко выраженную форму куста.

Особенно неблагоприятны, вследствие отсутствия семян, перспективы восстановления сообществ кедрового стланика. Без вмешательства человека резервом восстановления этих сообществ являются лишь гнезда подроста на уцелевших от выгорания сфагновых и дикраново-сфагновых болотах. Вследствие усиления дренированности этих участков после пожара возможно улучшение роста гнезд на болотах.

По-видимому, процесс восстановления кедрового стланика будет длительным, и на значительных площадях, ранее занятых им, разместятся сообщества березки Миддендорфа и ольховника камчатского. Нахождение отдельных всходов кедрового стланика на гари свидетельствует о том, что восстановление его сообществ может быть значительно ускорено посевом семян непосредственно на горелых местах.

ЛИТЕРАТУРА

Беляков М. Ф. (1949). Некоторые данные о лесных пожарах на Приполярном Урале. Природа, 11. — Биркенгоф А. Л. (1938). Леса центральной части полуострова Камчатки. Тр. Совета по изуч. производит. сил, сер. Камчатская, 6. — Васильев В. Н. (1941). Каменная береза (*Betula ermani* Cham. s. l.) (экология и ценология). Бот. журн., 2—3. — Васильков Б. П. (1933). Вересковые

пустоши в Марийской автономной области. Уч. зап. Казанск. гос. унив., ботаника, 6, 1. — Городков Б. Н. (1933). Естественные пастбищные угодья тундровой зоны ДВК. Сов. оленевод., 2. — Городков Б. Н. (1935). Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. ДВФ АН СССР, 1. — Гроссет Г. Э. (1959). Кедровый стланик. — Корчагин А. А. (1954). Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 9. — Мелехов И. С. (1948). Влияние пожаров на лес. — Овсянников В. Ф. (1929). Очерк древесной и кустарниковой растительности долины р. Камчатки. Зап. Владивостокск. отд. РГО, II (XIX). — Павлов Н. В. (1936). Березовые леса западного побережья Камчатки. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 45, 2. — Пивник С. А. (1958). Эколого-биологические особенности кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) в основных растительных ассоциациях северо-западной части его ареала. Автореферат диссерт. — Пушкина Н. М. (1938). Растительность сосновых гарей Лапландского заповедника и характер ее восстановления. Тр. Лапл. гос. заповедн., 1. — Пушкина Н. М. (1960). Естественное возобновление растительности на лесных гарях. Тр. Лапл. гос. заповедн., 4. — Растительный покров СССР. (1956). I. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Сочава В. Б. (1932). По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. РГО, 64, 4—5. — Стариков Г. Ф., П. Н. Дьяконов. (1952). Леса полуострова Камчатки. — Тихомиров Б. А. (1933). Пожары зарослей кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) в Пенжинском крае. Бот. журн., 6. — Тихомиров Б. А. (1935). Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 1. — Тихомиров Б. А. (1949). Кедровый стланик, его биология и использование. — Тихомиров Б. А., С. А. Пивник. (1961). Кедровый стланик. — Уткин А. И. (1961). Кустарниково-лишайниковые заросли в Западной Якутии и их роль в закреплении береговых склонов. Тр. Инст. леса и древесины, 50. — Чижиков П. Н. (1951). О березовых лесах юга Камчатки. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 50, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

REPRODUCTION OF SOME TREES AND SHRUBS ON THE BURNS IN THE VICINITY OF KORF GULF (KORYAK TERRITORY)

By A. E. Katenin and V. F. Shamurin

SUMMARY

In the vicinity of Korf Gulf (Koryak Territory), under the extreme conditions of existence of arboreous vegetation, the authors observed the effect of a forest fire on the vegetation and the process of its natural reproduction on a three-years old burn. The overgrowth of burns proceeds relatively slowly, although in general a profuse expansion of thickets of woodreed (*Calamagrostis*), fire weed (*Chamaenerion angustifolium*) and a number of other plants is observed. The reproduction by seeds of the tree species *Betula ermani* and shrub species *Betula middendorfii* and *Alnaster kamtschaticum* also proceeds successfully; after the elapse of three years after the fire dense and closed underbrush was formed locally by these plants. The age of the young growth of trees and shrubs is mostly three years, for it has sprung up from the seeds of specimens, the crowns of which were spared by the fire, the cause of their death being the damage of root system caused by the fire. Artificial seeding is necessary for the restoration of economically valuable associations of *Pinus pumila* owing to the insufficient natural dissemination.

Индекс 582.272 : (577.95+576.12)

Ю. Е. Петров

РАЗВИТИЕ КОНЦЕПТАКУЛОВ У *ASCOSEIRA MIRABILIS* SKOTTSB. И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФУКУСОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ *(CYCLOSPOREAE)*

С 3 рисунками

(Получено 6 II 1963)

Развитие концептакулов у циклоспоровых (фукусовых) водорослей издавна привлекало внимание альгологов. Этот интерес был вызван своеобразной сменой форм развития в названной группе водорослей. В настоящее время довольно хорошо изучено развитие концептакулов у циклоспоровых с апикальным ростом (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Cystoseira*, *Sargassum* и др.). Как было установлено, концептакул у них возникает из особой инициальной клетки, в которую превращается один из сегментов, отчленяемых апикальной клеткой (Simons, 1906; Nienburg, 1913). Эта инициальная клетка делится горизонтальной перегородкой на две. Верхняя развивается в волосок, а из нижней образуется выстилающий слой концептакула, который несет органы размножения (оогонии и антеридии). Антеридии образуются по одному, реже по 2—3, на концах разветвленных нитей. Оогонии обычно сидят на выстилающем слое, только у *Durvilleaceae* они расположены подобно антеридиям на разветвленных нитях. В каждом оогонии может развиваться 1, 2, 4 или 8 яйцеклеток, а в антеридиях по 64 сперматозоида. Кроме гаметангиев, в концептакулах имеются настоящие волоски с базальной зоной роста и парафизы, обладающие диффузным ростом.

В 1907 г. Скоттсбергом (Skottsberg, 1907, 1921) был открыт новый представитель циклоспоровых *Ascoseira mirabilis*. С циклоспоровыми ее сближало то, что органы размножения развивались в концептакулах, в остальном же она имела ряд особенностей, из-за чего сразу была выделена в самостоятельное семейство. Так, концептакулы *Ascoseira* содержат простые нити, клетки которых в базипетальной последовательности превращаются в спорангии только одного рода. Каждый зрелый спорангий содержит 8 спор. Скоттсберг, по аналогии с числом яйцеклеток у других водорослей, предположил, что это гаметангии. Развитие концептакулов осталось невыясненным. Позднее, вероятно из-за трудностей связанных со сбором материала, *Ascoseira* никем не изучалась, хотя она привлекала внимание многих альгологов. Скоттсберг (Skottsberg, 1907), Кюлин (Kylin, 1940), Фритч (Fritsch, 1945) предполагали, что дальнейшее изучение *Ascoseira* поможет выяснить филогению циклоспоровых водорослей.

В нашем распоряжении оказалось несколько неполных гербарных экземпляров *Ascoseira mirabilis* Skottsb., собранных у о. Южная Георгия (Атлантический океан) в декабре 1957 г. сотрудником Одесской биостанции А. И. Ивановым во время плавания советской китобойной флотилии «Слава». Среди образцов была целая лопасть длиной 107 см и шириной 3.2 см у верхнего конца, книзу она постепенно становилась у́же. На расстоянии 0.5 см от нижнего конца, вероятно в месте перехода в черешок, пластина резко сужалась до 0.6 см. В верхней части пластины

имелись концептакулы с незрелыми бледно-зеленоватыми спорами. Книзу размеры концептакулов уменьшались, и когда они становились меньше 200 μ ширины и 320 μ глубины, в них уже нельзя было встретить спорангии. На расстоянии 0.5—1 см от нижнего конца пластины были найдены концептакулы в начальных стадиях развития.

По направлению к основанию изменялись не только концептакулы, но и анатомическое строение слоевища. На поперечном срезе в верхней части, так же как и у других фукусовых, можно было различить: меристодерму (поверхностный ряд мелких клеток), кору (крупные окрашенные клетки, подстилающие меристодерму) и сердцевину. В самом низу, там, где лопасть резко сужалась, дифференциация на ткани уменьшалась: в центре еще можно было найти несколько (1—2) «проводящих» трубок, но меристодерма отсутствовала совершенно, а кора и сердцевина не были резко выражены. Клетки в этой части слоевища находились в состоянии активного деления. Причем проходило оно довольно необычно. Вегетативные клетки других растений и, в частности, остальных циклоспоровых обычно делятся на две части. При споро- и гаметообразовании наблюдается симультантное деление клеток на несколько частей. Именно последним способом делились клетки в основании исследованной нами лопасти слоевища *Ascoseira*. Встречались клетки, поделенные на 2—9 частей.

Отсутствие дифференцировки и активное деление клеток в основании лопасти слоевища *Ascoseira* свидетельствует о том, что там находится интеркалярная зона роста. Ширина ее равна приблизительно 1 см. Характер деления расположенных в ней клеток указывает на то, что нет существенной разницы в способе деления вегетативных активно делящихся клеток и клеток-спорангиев (гаметангиев). Видимо, не случайно развитие органов размножения у водорослей приурочено к молодым меристематическим тканям, где идет активное деление клеток. У *Ascoseira* в зоне роста наряду с простым увеличением числа клеток начинается закладка инициальных клеток концептакулов. Появляются они в результате симультантного деления клеток, образующих поверхностный слой. Эти клетки мы для краткости называем «спорангиальными». «Спорангиальные» клетки почти всегда вытянуты в длину, но друг с другом не соединяются. Создается впечатление, точно каждая из них когда-то была образована нижележащей клеткой, а не в результате роста других поверхностных клеток в длину. «Спорангиальные» клетки обычно делятся на 4—8 частей, но нередки случаи деления на иное число частей, обычно меньшее. Продукты деления, сидя в материнской клетке, одеваются собственными оболочками (рис. 1, *1*). Со временем оболочка материнской клетки разрушается, и молодые клетки остаются на своих местах, только располагаются более свободно. Каждая из них имеет около 10 μ в ширину и потенциально может стать инициальной клеткой концептакула. Однако инициальными становятся лишь очень немногие.

Так же как и у других циклоспоровых каждый концептакул *Ascoseira* развивается из одной клетки. Инициальные клетки при рассматривании сверху имеют округлую форму; содержимое их выглядит темнее, чем у соседних клеток (рис. 1, *3*). Сестринские клетки, не превратившиеся в инициальные клетки, постепенно отмирают. Сначала от них остаются только оболочки, а потом и они исчезают (рис. 1, *2*).

Одновременно с этим в процессе дифференциации меристематической ткани из клеток, расположенных под слоем «спорангиальных» клеток, образуется кора слоевища. В результате горизонтальных и вертикальных делений верхний ряд клеток коры дает меристодерму. Клетки поверхностного, «спорангиального» слоя, со временем разрушаются и сбрасываются. Из клеток этого слоя на слоевище остаются только будущие инициальные клетки концептакулов. В это время можно заметить, что инициальные клетки концептакулов и случайно временно уцелевшие их сестринские клетки лежат в одной плоскости, а клетки

меристодермы в другой — ниже (рис. 1, *2*). К моменту окончательного формирования инициальных клеток концептакулов завершается образование меристодермы; и инициальные клетки концептакулов располагаются не прямо на поверхности слоевища, а среди клеток меристодермы (рис. 1, *3*; рис. 2, *1*).

С началом развития концептакула инициальная клетка, не увеличиваясь в размерах, делится (дробится) дважды в вертикальной плоскости во взаимно перпендикулярных направлениях (рис. 1, *4*; рис. 2, *1*, *2*). Вслед за этим концептакул по межклетникам начинает врастать в слоевище, раздвигая нижележащие клетки (рис. 2, *2*—*5*). Возникшие после первых двух делений четыре клетки делятся в дальнейшем горизонтально.

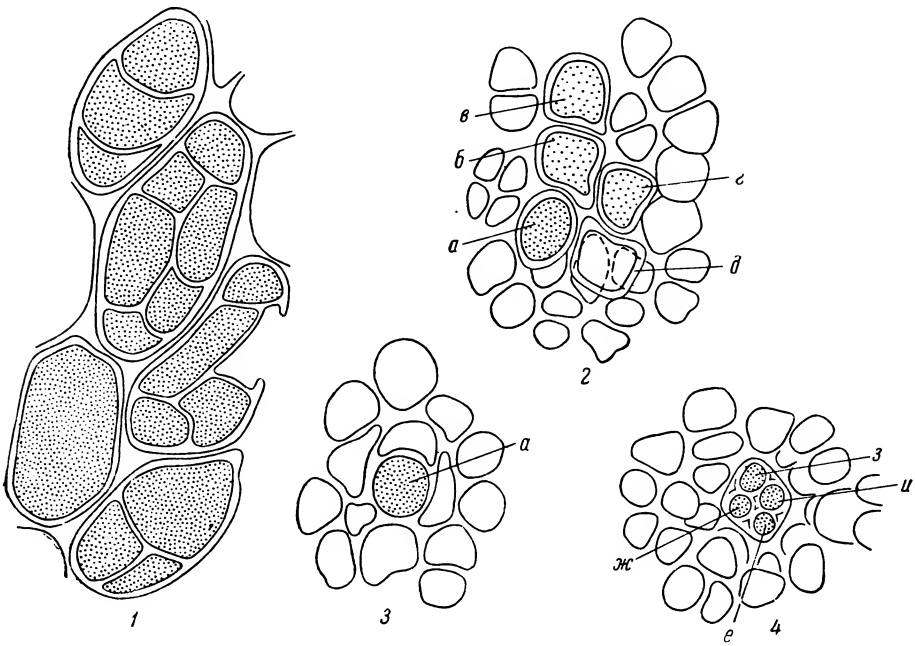


Рис. 1. Начальные этапы развития концептакула у *Ascoseira mirabilis* Skottsb. (вид с поверхности).

1 — «спорангиальные» клетки; *2* — клетки, образовавшиеся в результате деления одной «спорангиальной» клетки (*а*—*д*): *а* — инициальная клетка концептакула, *б*—*д* — отмирающие сестринские клетки, от клетки *д* осталась только оболочка (клетки *а*—*д* лежат в одной плоскости, остальные расположены ниже и относятся к меристодерме); *3* — окончательно сформировавшаяся инициальная клетка концептакула (*а*), вокруг нее видны клетки меристодермы; *4* — инициальная клетка начала делиться, клетки *е* и *ж* расположены ниже клеток *з* и *и*.

В результате концептакул вытягивается, принимая вид узкой трубки (рис. 2, *4*, *5*). Инициальная клетка, приступая к делениям, не увеличивается в размерах, поэтому в начале развития ширина концептакула остается такой же, какой была и у инициальной клетки.

Рост молодого концептакула на первых этапах идет за счет деления одной или нескольких клеток, лежащих в его основании (рис. 2, *3*—*5*). Выше основания клетки концептакула располагаются вертикальными рядами, которые со временем вытягиваются в волоски (рис. 2, *4*, *5*). После того как молодой концептакул вытянется настолько, что его длина примерно в четыре раза превысит длину инициальной клетки, клетки слоевища начинают отчленять в полость канала, занятого концептакулом, небольшие клеточки, выстилающие его стенки (рис. 2, *5*). Когда концептакул достигнет границы коры и сердцевины, его основание разрастается в ширину. В результате в слоевище образуется полость (рис. 3, *1*), выстланная клетками, производными от инициальной клетки концептакула. Канал, соединяющий полость концептакула с внешней средой, остается

по-прежнему выстланным клетками самого слоевища. Каждая клетка выстилающего слоя полости концептакула отчленяет вверх один ряд клеток, которые базипетально превращаются в спорангии. Среди плодоносных нитей встречаются единичные волоски с интеркалярной зоной роста, но в отличие от настоящих волосков других бурых и, в частности, остальных циклоспоровых интеркалярная зона у них широкая и не четко отграничена. Создается впечатление, что они недоразвиты. Парафизы у *Ascoseira* отсутствуют.

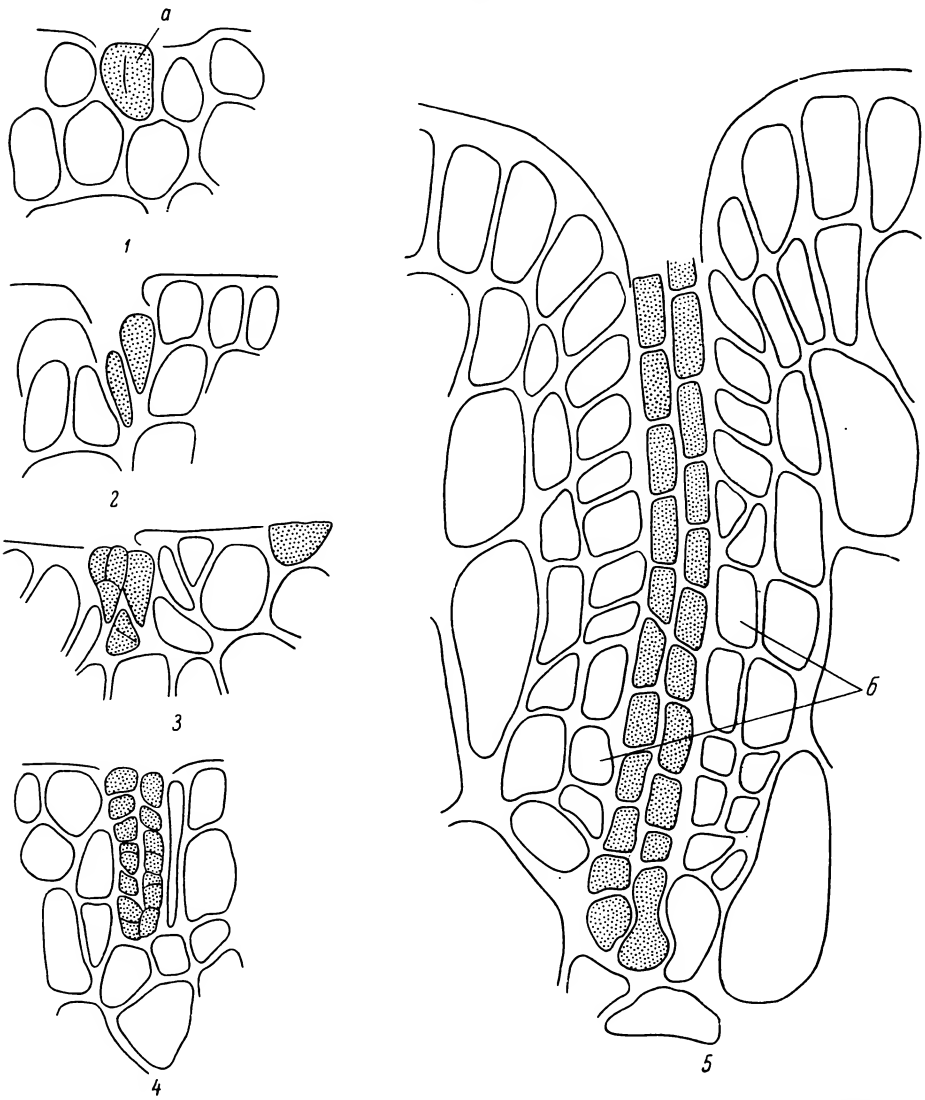


Рис. 2. Начальные этапы развития концептакула у *Ascoseira mirabilis* Skottsb. (*1—3* — продольные и *4—5* — поперечные срезы).

1 — инициальная клетка (*а*); *2* — первые деления инициальной клетки; *3—5* — последующие этапы начального развития концептакула; *5* — клетки слоевища, окружающие канал, образовавшийся при врастании концептакула, отчленяют клетки, выстилающие его поверхность (*б*).

На основании имеющихся данных мы выделяем *Ascoseira mirabilis* Skottsb. в отдельный порядок — *Ascoseirales*, характеристика которого будет приведена в другой статье. Таким образом, класс *Cyclosporeae* делится нами на два порядка — *Ascoseirales* и *Fucales*.

Развитие концептакулов у *Ascoseira mirabilis* подтверждает ранее высказанное нами предположение, что гаметофит у циклоспоровых (фукусовых) есть, только он представлен выстилающим слоем концептакула (Петров, 1962).

Сравнение структур, наблюдаемых у *Ascoseira* при образовании концептакулов, с тем, что происходит при развитии органов размножения у других бурых водорослей, наводит на мысль о гомомологии «спорангиальных» клеток одноклеточным спорангиям: и то и другое возникает в результате отделения выроста нижележащей клетки. По-видимому, «спорангиальные» клетки *Ascoseirales* возникли как результат неотении одноклеточных спорангиев. Споры бурых водорослей при выходе из спорангиев обычно не имеют ясно видимой оболочки, она появляется у них после прикрепления к субстрату на стадии эмбриоспор. У *Ascoseirales* происходит сокращение стадии спор; продукты деления сразу одеваются собственными оболочками и таким образом переходят в стадию эмбриоспор. Первые деления инициальной клетки концептакула *Ascoseira*, не сопровождающиеся увеличением ее размеров, напоминают дробление спор некоторых бурых и красных водорослей (*Dictyota*, *Gelidium* и др.). Довольно обычным у водорослей является и прорастание спор in situ (Fritsch, 1945). Остерхаут (Osterhout, 1896) наблюдал даже, как у *Agardhiella* (*Rhodophyta*) в результате прорастания содержимого тетраспорангиев на тетраспорофите образовывались крошечные пролификации, несущие органы полового размножения.

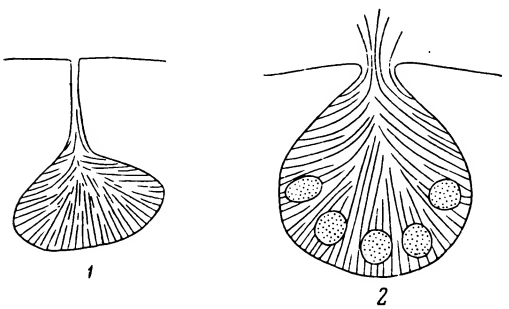


Рис. 3. Концептакулы *Ascoseira mirabilis* Skottsb. (*1*) и *Fucus* sp. (*2*). (Схема).

Может возникнуть вопрос: а не развиваются ли концептакулы циклоспоровых апоспорически? Наряду с прорастанием спор in situ у водорослей бывают случаи прорастания инициальных клеток спорангиев. Особенно часто это встречается у *Dilophus fasciola* (Feldmann, 1937). Развитие апоспорического проростка в этом случае происходит иначе, чем из споры. А именно, инициальная клетка спорангия увеличивается в размерах и одновременно делится несколько раз горизонтально, прежде чем наступают вертикальные деления. В то же время споры *Dilophus* при прорастании дробятся в нескольких направлениях. Развитие инициальной клетки концептакула *Ascoseira* как раз напоминает последнее. Это же самое можно сказать о развитии концептакулов у некоторых *Fucales*, например, у *Ascophyllum*, *Pelvetia*. Правда инициальные клетки концептакулов циклоспоровых делятся на небольшое число частей, так как сами эти клетки ненамного крупнее клеток молодого концептакула. Начало развития концептакулов ряда *Fucales* (*Cystoseira*, *Halidrys* и других *Cystoseiraceae*) больше напоминает не дробление, а скорее прорастание спор таких, например, водорослей, как *Punctaria* и *Asperococcus* — и тут и там с самого начала образуется настоящий волосок. В то же время пролификации у *Fucus vesiculosus*, по нашим наблюдениям, возникают как результат горизонтального деления группы поверхностных клеток. Все это свидетельствует о том, что выстилающий слой концептакулов циклоспоровых развивается из одной клетки не апоспорически, а именно через стадию споры.

Эволюция развития гаметофита на спорофите у *Fucales* пошла дальше, чем у *Ascoseirales*. «Спорангиальные» клетки у них отсутствуют, а инициальные клетки концептакулов образуются прямо из сегментов, отчленяемых апикальной клеткой. Вероятно, в ходе эволюции у *Fucales* про-

изошло сначала сокращение числа спор в «спорангиальной» клетке до одной, вслед за этим вокруг единственной «эмбриоспоры» перестала образовываться собственная оболочка. Таким образом, у *Fucales* произошло как бы выпадение морфологических стадий «спорангиальной» клетки и «споры», но связанные с ними физиологические перестройки, видимо, сохранились.

Закрепление в генотипе у определенной группы бурых водорослей развития гаметофита на спорофите явилось ароморфозом, результатом которого было возникновение обширного класса бурых водорослей; представители его смогли расселиться по всем морям земного шара и занять там одно из ведущих мест среди других групп водорослей. Особенно много фукусовых растет в литоральной зоне, несмотря на резкие колебания экологических факторов.

Первые циклоспоровые, по-видимому, появились как раз на литорали. В приливно-отливной зоне под влиянием резких колебаний факторов внешней среды у водорослей должны были выработаться соответствующие физиологические механизмы для защиты от высыхания и приспособления, направленные, во-первых, на защиту органов размножения (концептакулы) и, во-вторых, на сокращение числа пересевов спор в цикле развития, так как наибольшая гибель спор происходит именно с момента их выхода и до прикрепления к субстрату. Из-за постоянного движения воды оседание и закрепление спор в условиях литорали особенно затруднено. Циклоспоровые обладают всеми перечисленными приспособлениями. Нечто подобное бывает и у других бурых водорослей. Например, концептакулы есть у *Splachnidium* (*Chordariales*). Тут тоже произошло сокращение числа пересевов спор, но это было достигнуто путем утраты полового размножения. Поэтому концептакулы *Splachnidium*, содержащие одноклеточные спорангии, развиваются иначе, чем у циклоспоровых — не из одной клетки, а путем опускания группы поверхностных клеток. Выпадение полового размножения привело эту группу к эволюционному тупику. В настоящее время род *Splachnidium* является монотипным и имеет очень ограниченное распространение. Другим примером сокращения числа пересевов спор являются ламинариевые и десмарестиевые. У них это произошло путем развития спорофита на месте гаметофита, так как яйцеклетка остается прикрепленной к оогонию, а гаметофит, по мере развития спорофита, отмирает. То же самое наблюдается у наземных растений (плауны, хвощи, папоротники и т. д.). Таким образом, для всех эволюционно подвинутых групп растений характерно сокращение числа пересевов спор.

Местом зарождения *Cyclosporeae*, вероятнее всего, явилась литораль Восточной Австралии. В настоящее время из 37 родов этого класса 13 эндемики Восточной Австралии и Новой Зеландии, в их числе находятся наиболее примитивные представители *Fucales*. То, что родиной циклоспоровых явилась именно литораль Восточной Австралии объясняется особенно неблагоприятным сочетанием приливных и климатических факторов в этом районе. Зимой максимальные отливы бывают ночью, в момент самой низкой температуры воздуха, а летом приходятся на наиболее жаркие часы полудня. Из-за этого для восточно-австралийской литорали характерна бедность альгофлоры (Guiler, 1960). Поэтому на ней больше, чем где-либо в другом месте земного шара, должны были существовать незанятые экологические ниши, представляющие богатые возможности для расселения тех молодых групп водорослей, у которых могли выработаться необходимые для этого приспособления. К тому же район Восточной Австралии и Новой Зеландии благоприятен для формообразования у морских водорослей в силу географической изоляции, которую создают течения, образующие в Тасмановом (Австралийском) море водоворот.

До нашего времени, к сожалению, не найдено ископаемых остатков представителей *Cyclosporeae*. Поэтому относительно их возможных предков существуют только предположения, основанные на сравнительном изучении ныне живущих циклоспоровых и других водорослей. Кюлин (Kylin, 1918), Найп (Kniep, 1928) и другие считали, что фукусовые произошли от эктокарпусовых. Однако эктокарпусовые в том объеме, как его понимали указанные авторы, включая современные *Ectocarpales Chordariales*, *Scytosiphonales* и *Punctariales*, среди которых наряду с нитчатыми формами есть водоросли тканевого строения, являются слишком обширной и неоднородной группой. В других своих работах Кюлин (1933, 1937, 1940), исходя из особенностей строения сперматозоидов фукусовых, высказал мысль, что они возникли раньше остальных порядков бурых водорослей. Эта теория Кюлина не получила широкого признания. Сейчас опровергнуто мнение относительно аномалий в строении сперматозоидов фукусовых по сравнению с другими бурыми водорослями (Manton, Clarke a. Greenwood, 1953). Дельф (Delf, 1939) и Фритч (1943, 1945) выводили *Fucales* от форм с многорядным талломом. Дельф исходил из того, что фукусовые якобы имеют первичнонитчатое строение, и сравнивал их таллом с многорядным слоевищем типа *Eudesme*. По мнению Дельфа, фукусовые не занимают изолированного положения в системе бурых водорослей, а родственны, с одной стороны, *Mesogloioaceae* и, с другой — *Punctariaceae*.

Фритч (1945) рассматривал фукусовые как водоросли, имеющие первичнопаренхиматическое строение, и предполагал, что они произошли в результате эволюции *Dictyosiphonaceae*, которые имеют паренхиматическое строение и волоски в точке роста.

Оба, Дельф (1939) и Фритч (1945), исходили из того, что у предков фукусовых существовал апикальный рост, а на вершине, в точке роста, у них имелись настоящие волоски. Между тем среди *Cyclosporeae* есть формы с интеркалярным ростом (*Ascoseira*) и с нерезко выраженным верхушечным ростом (*Durvillea*), что противоречит предположениям Дельфа (1939) и Фритча (1945). Относительно первичного строения слоевища *Cyclosporeae* мы целиком согласны с Фритчем.

Предположение Фритча подтверждается не только развитием таллома, например у *Fucus vesiculosus*, но и, как нам кажется, возможным ходом эволюции многоклеточного таллома бурых водорослей.

На первых этапах эволюции, когда отсутствовала протоплазматическая связь между соседними клетками и уровень обмена веществ с внешней средой был низок, оптимальной формой многоклеточного таллома была однорядная нить. С появлением связи между клетками и улучшением обмена с внешней средой меньше стали сказываться факторы, элиминирующие формы, у которых деление клеток происходило не строго в одном направлении. Постепенно возникли формы с целиком многорядным слоевищем. Эволюция многорядных слоевищ у ряда водорослей, в частности у предков ламинариевых и фукусовых, по-видимому, шла в сторону увеличения размеров; таким путем возрастала их защищенность от поедания животными. Увеличение размеров слоевищ привело к возникновению отбора на повышение прочности (на разрыв). Этот отбор особенно усиливался там, где водоросли росли в местах с сильным движением воды, например в литоральной зоне. Повышение прочности слоевищ водорослей на разрыв оказалось достигнутым в первую очередь за счет подвижного соединения клеток в сердцевине, благодаря которому слоевища приобрели вторичнонитчатое строение. Клетки центральной части талломов водорослей, имевших до этого паренхиматическое строение, удлинились и разошлись, соединения между ними сохранились только в местах поперечных перегородок и там, где имелись поры. Промежутки между клетками оказались заполненными слизистыми веществами, благодаря которым гасятся внешние толчки и рывки, вызывающие растяже-

ние таллома и сближение расположенных внутри клеток. На продольном срезе такие талломы (например, *Fucus vesiculosus*) выглядят так, точно они состоят из нитей, но по мере приближения к точке (или зоне) роста клетки сближаются, уменьшаются в длину и в самой точке (зоне) роста образуют плотную ткань.

Все известные сейчас водоросли с талломами вторичнонитчатого строения обладают интеркалярным (ламинариевые) или верхушечным ростом (некоторые диктиосифоновые, фукусовые). При диффузном росте невозможно существование вторичнонитчатого строения, ибо последнее неизбежно связано с некоторой специализацией части клеток на выполнении механических функций и с ограничением у них способности к делениям. Как выше было упомянуто, среди *Cyclosporeae* есть формы с диаметрально противоположными типами роста — с интеркалярным и с верхушечным. Из этого следует, что предок *Cyclosporeae*, собственно его спорофит, должен был обладать промежуточным типом роста — диффузным или вставочным (но без особой зоны роста) и соответственно талломом паренхиматического строения. Смена форм развития заключалась в чередовании самостоятельно существующих спорофита и гаметофита. В коровом слое спорофита развивались одноклеточные спорангии. Гаметофит, судя по строению выстилающего слоя концептакулов современных циклоспоровых, имел стелющееся основание с отходящими от него вертикальными нитями, клетки которых базипетально превращались в многоклеточные спорангии. Как гаметофит, так и спорофит обладали настоящими волосками. Непосредственными предками *Cyclosporeae* скорее всего были водоросли, близкие к современным *Punctariaceae (Punctariales)*, от которых, вероятно, возникли и ламинариевые.

То, что предок циклоспоровых приспособился к жизни на литорали, да еще в районе с суровыми для водорослей климатическими условиями, свидетельствует о достаточной степени развития у него регуляторных механизмов. Это явилось предпосылкой для развития гаметофита на спорофите, поскольку отпала необходимость в существовании самостоятельного гаплоидного поколения. Гаметофиты, развивающиеся на спорофите, со временем стали диплоидными. Это произошло, вероятно, по следующим причинам. Во-первых, из-за повышенного обмена веществ в диплоидных клетках по сравнению с гаплоидными. Диплоидный гаметофит, повидимому, обеспечивает лучшее развитие органов полового размножения. Во-вторых, время, необходимое для осуществления редукционного деления, означало оттяжку в развитии гаметофитов, а значит и оттяжку в погружении их в ткань спорофита, и приводило к дополнительной гибели спор и молодых гаметофитов. Поэтому диплоидность гаметофитов *Cyclosporeae* могла возникнуть как результат приспособления к сокращению времени пребывания спор и гаметофитов на поверхности талломов спорофитов.

Переход от гаплоидного состояния к диплоидному у гаметофитов циклоспоровых мог произойти в результате мутации, путем прекращения редукционного деления в момент образования спор и перемещения его на последующие стадии. При этом редукционное деление не сразу стало происходить при гаметогенезе. Скорее всего вначале место редукционного деления было не строго фиксировано. Оно могло происходить в вегетативных клетках гаметофита или вообще не происходить, даже при гаметогенезе. Первый случай наблюдается у *Prasiola stipitata* (Friedmann, 1959), а второй — довольно обычное явление у некоторых красных водорослей (Drew, 1948). Постепенно под влиянием отбора возникла гаметическая редукция.

После закрепления в цикле развития прорастания спор in situ и образования гаметофита на спорофите предки *Cyclosporeae* эволюционировали в двух направлениях. Одна линия эволюции была связана с появлением интеркалярного роста, приуроченного к специальной зоне (*Ascoseirales*),

а другая — с возникновением верхушечного роста (*Fucales*). Различия в характере роста в этих двух линиях со временем сказались на строении талломов и особенно на эволюции гаметофитов и органов полового размножения.

Возникновение интеркалярной зоны роста у *Ascoseirales* привело к образованию в сердцевине «проводящих» трубок, которые служили для транспортировки питательных веществ из всего слоевища вниз, к месту активного деления клеток. С возникновением интеркалярной зоны роста органы размножения у этой группы водорослей стали закладываться в основании слоевища, над интеркалярной зоной роста. По-видимому, гаметофит у исходной формы первоначально развивался прямо на поверхности слоевища и был плохо защищен от механических повреждений и высыхания. При интеркалярном росте талломы водорослей достигают нужной для прочности толщины еще в основании; поэтому у *Ascoseira* выше зоны роста отсутствует рост в толщину, и ткани спорофита не могут обрастать гаметофиты. В связи с этим у гаметофитов предка *Ascoseirales* выработалась способность активно врастать в слоевище спорофита. Нежность молодых поверхностных тканей в интеркалярной зоне роста, откуда начинается формирование и развитие инициальных клеток концептакулов, и то, что *Ascoseira* растет в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали (Skottsberg, 1941, 1953), очевидно, было причиной большой гибели органов бесполого размножения. Именно поэтому у *Ascoseira mirabilis* сохранились до нашего времени «одноклеточные спорангии» («спорангиальные» клетки); образующееся в них большое количество спор служит для компенсации большой потери зачатков. Сохранность молодых гаметофитов увеличивалась по мере того, как у них уменьшалась способность расти в ширину на поверхности слоевища спорофита и усиливалась тенденция врастать внутрь его. Конечным итогом этого процесса было то, что каждый гаметофит стал врастать сразу — с самых первых моментов развития. В результате возник концептакул, сообщающийся с внешней средой при помощи узкого и длинного канала (рис. 3, *1*). Это отрицательно сказалось на дальнейшей эволюции *Ascoseirales*. Настоящие волоски не смогли высовываться из полости концептакула и нормально функционировать, что привело со временем к их недоразвитию. Узкий и длинный канал, по-видимому, явился причиной того, что гаметангии *Ascoseira mirabilis* крайне мелки (8—10×14—17 μ) по сравнению с органами полового размножения *Fucales*. Гаметы *A. mirabilis* фактически имеют размеры минимальные для репродуктивных телец бурых водорослей (4—6 μ). Вероятно, канал служил как бы ситом, не пропускающим наружу особенно крупные гаметангии. Таким образом, у *Ascoseirales* не мог идти отбор на увеличение размеров женских гамет и на лучшее обеспечение питательными веществами развивающихся проростков.

Учитывая все это, нет ничего удивительного в том, что группа водорослей, казалось бы с прогрессивными чертами организации (развитие гаметофита на спорофите, наличие «проводящих» трубок), представлена сейчас одним видом, и то имеющим крайне ограниченное распространение.

Другая линия эволюции, у которой талломы имеют верхушечный рост, оказалась гораздо более прогрессивной. Правда, в связи с перемещением растущих частей на вершины побегов, т. е. к частям, находящимся в наиболее благоприятных условиях для фотосинтеза, у них не возникло специальных проводящих тканей вроде «проводящих» трубок аскозеировых и ситовидных трубок ламинариевых. Поскольку одновременно с возникновением верхушечного роста место закладки органов размножения переместилось на вершину, где наряду с ростом в длину идет рост в толщину, то в ходе эволюции гаметофитам не пришлось приспосабливаться к активному внедрению в спорофит в ущерб эволюции органов полового размножения. Когда гаметофиты у предка *Fucales* развивались на поверхности спорофита, то клетки слоевища, расположенные под ними, вероятно, затормаживались в росте, в то время как соседние клетки росли и де-

лились нормально. Благодаря усилению этой разницы в скорости роста и возникло погружение гаметофитов в ткань спорофитов. В ходе эволюции в местах закладки концептакулов произошло дальнейшее ускорение роста клеток слоевища в высоту. В результате инициальные клетки концептакулов *Fucales* оказываются погруженными, едва успев возникнуть, и окончательное их формирование (дозревание) происходит уже в погруженном состоянии (по нашим наблюдениям над *Ascophyllum nodosum*). Хорошая защита инициальных клеток и гаметофитов с самых ранних стадий развития привела к сокращению числа «спор» в «спорангиях» до одной. У *Fucales* ткани, обрастающие гаметофит, не смыкаются над ним полностью, так что остается неглубокое и не слишком узкое отверстие (рис. 3, *2*). Это обстоятельство положительно сказалось на последующей эволюции гаметофитов. Во-первых, женские гаметы получили возможность эволюционировать в сторону увеличения размеров. У некоторых *Fucales* они достигают 400 μ в диаметре. Возрастание величины отдельных гамет привело к сокращению их числа. Путем специализации из нитей, клетки которых превращались в гаметангии, возникли плодоносные веточки с терминальным расположением гаметангиев и парафизы. Во-вторых, настоящие волоски сохранились и стали развиваться еще в больших количествах. Особенно много их бывает на первых стадиях развития концептакулов, в период активного роста. Видимо, не напрасно настоящим волоскам приписывают функцию поглощения питательных солей из воды (Wille, 1897). С отмиранием настоящих волосков в концептакулах увеличивается количество парафиз и появляются гаметангии.

В ходе эволюции у части гаметофитов ряда фукусовых (*Fucaceae*, *Cystoseiraceae*, *Sargassaceae*) произошла смена функций. Они утратили способность образовывать гаметангии, взамен этого у них стали развиваться только настоящие волоски. Соответственно изменилась и их функция. Они превратились в органы спорофитов, которые служат для обмена с внешней средой (криптостомы). Криптостомы встречаются и у других групп бурых водорослей (например, ламинариевых), но там они имеют иное происхождение; просто часть клеток меристодермы, расположенных группами, растет в высоту и превращается в волоски. У фукусовых таких криптостомов нет. Возможно они были безвозвратно утрачены, когда предки циклоспоровых приспосабливались к жизни на литорали. Вероятно, обычные криптостомы оказались мало приспособленными к новым условиям существования. В то же время настоящие волоски играют, наверное, не маловажную роль в обмене веществ у *Phaeophyta*. Поэтому-то в процессе эволюции у *Fucales* путем стерилизации части гаметофитов вновь возникли образования, аналогичные криптостомам других бурых водорослей. Появление криптостомов имело большое значение для эволюции *Fucales*. Все представители политипных и широко распространенных родов (*Fucus*, *Sargassum*, *Cystoseira* и др.) снабжены ими. В роде *Fucus* эволюция не остановилась на образовании криптостомов. У некоторых видов (*F. inflatus*, *F. edentatus* и др.) возникли закрытые криптостомы — цекостомы, совершенно лишенные волосков. Они появляются как обычные криптостомы, но отверстия у них очень рано зарастают. По-видимому, цекостомы играют какую-то роль в обмене, так как слоевища с цекостомами могут быть лишены криптостомов. В то же время цекостомы лежат под самой поверхностью слоевища и образуются в огромных количествах (400—500 шт. на $см^2$), в десятки—сотни раз больших, чем криптостомы. Преимущество цекостомов перед криптостомами заключается в их долговечности и в том, что они закрыты для проникновения посторонних организмов. Однако растения, снабженные ими, приурочены к более узким экологическим условиям, чем те, у которых имеются только криптостомы.

Несмотря на то, что гаметофиты *Cyclosporeae* развиваются на многолетних спорофитах, сами они остались однолетними. Это относится не только к концептакулам, но и к криптостомам. Примерно по прошествии года

или меньше они отмирают. Рецептакулы, если таковые есть, отгнивают. В криптостомах и концептакулах, если последние не собраны в рецептакулы, исчезают трихомные образования, а их полости оказываются выстланными крупными клетками с толстыми оболочками. Этим самым ликвидируются очаги возможной инфекции.

Гаметофиты циклоспоровых образуют единое целое со спорофитами, превратившись в их органы. Между тем нами было замечено, что концептакулы циклоспоровых (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Ascoseira* и др.), точнее их выстилающий слой (гаметофиты), проходят в своем развитии те же стадии, что и, например, гаметофиты *Laminaria*: 1) эмбриоспоры — появление инициальных клеток, 2) рост и 3) образование гаметангиев. У фукусовых северных морей каждая стадия приурочена к определенному сезону, поэтому все концептакулы одного растения находятся примерно в одной и той же стадии. В более теплых морях приуроченность отсутствует, и в один и тот же момент можно встретить концептакулы, находящиеся на разных стадиях развития, но при своем развитии каждый из них проходит все перечисленные стадии. У высокоразвитых фукусовых тропических морей (*Turbinaria* и др.) наблюдается неотения гаметофитов — органы полового размножения начинают закладываться еще в тот момент, когда гаметофиты находятся в состоянии активного роста и состоят из небольшого числа клеток.

Итак, *Cyclosporeae*, возникнув от форм близких современным *Punctariaceae*, эволюционировали в двух направлениях. Одна линия эволюции, с интеркалярным ростом и врастанием гаметофитов в спорофит, закончилась тупиком (*Ascoseirales*), а другая, с апикальным ростом и обрастанием гаметофитов тканями спорофита, привела к возникновению *Fucales* — самой прогрессивной группы не только у *Cyclosporeae*, но и среди всех других водорослей. В этой группе возникло даже развитие молодых проростков на материнском растении (*Sargassum*, *Turbinaria* и др.). Этим, а также развитием гаметофита на спорофите и верхушечным ростом, фукусовые напоминают семенные растения. Подобно тому, как семенные растения занимают господствующее место в наземной растительности, так и фукусовые занимают одно из ведущих мест в растительности морей. Интересно, что эволюция высших представителей растительного мира на суше и на море привела к сходным результатам в отношении смены форм развития и характера роста.

ЛИТЕРАТУРА

Петров Ю. Е. (1962). О чередовании форм развития у фукусовых водорослей. Бот. журн., 9. — Delf E. M. (1939). The systematic position of the *Fucales*. New Phytolog., 38. — Drew K. M. (1948). Genetics and algal life-histories. Nature, 161, 4085. — Feldmann J. (1937). Les algues marines de la côte des Albères. III. *Phaeophyceae*. Rev. Algolog., 9, 3—4. — Friedmann I. (1959). Structure, life-history, and sex determination of *Prasiola stipitata* Suhr. Ann. Bot., N. S., 23, 92. — Fritsch F. E. (1943). Studies in the comparative morphology of the algae. III. Evolutionary tendencies and affinities among *Phaeophyceae*. Ann. Bot., N. S., 7. — Fritsch F. E. (1945). The structure and reproduction of the algae, II. — Guiler E. R. (1960). The intertidal zone-forming species on rocky shores of the east Australian coast. J. Ecolog., 48, 1. — Kniep H. (1928). Die Sexualität der niederen Pflanzen. — Kylin H. (1918). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Svensk. Bot. Tidsskr., 12. — Kylin H. (1933). Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Lunds Univ. Årsskr., N. F., 29, 7. — Kylin H. (1937). Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen. Lunds Univ. Årsskr., N. F., 33, 1. — Kylin H. (1940). Zur Entwicklungsgeschichte der Ordnung *Fucales*. Svensk. Bot. Tidsskr., 34. — Manton I., B. Clarke a. A. D. Greenwood. (1953). Further observations with the electron microscope on spermatozoids in the brown algae. J. of Experiment. Bot., 4, 12. — Nienburg W. (1913). Die Konzeptakelentwicklung bei den Fucaceen. Zeitschr. Bot., 5. — Osterhout W. J. V. (1896). On the life-

history of *Rhabdonia tenera* J. Ag. Ann. Bot., 10. — Simons E. B. (1906). Morphological study of *Sargassum filipendula*. Bot. Gaz., 41. — Skottsberg C. (1907). Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen. I. Phaeophyceen. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exped. 1901—1903, 4. — Skottsberg C. (1921). Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und den Feuerland 1907—1909. VIII. Marine Algae. I. *Phaeophyceae*. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 61, 11. — Skottsberg C. (1941). Communities of marine algae in subantarctic and antarctic waters. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 19, 4. — Skottsberg C. (1953). On two collection of antarctic marine algae. Arkiv för Bot., 2, 7. — Wille N. (1897). Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. Festsr. til Hans Majestät Kong Oscar II ved Regjerings-Jubiläet, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

DEVELOPMENT OF CONCEPTACLES IN *ASCOSEIRA MIRABILIS* SKOTTSB. AND THE ORIGIN OF *CYCLOSPOREAE*

By J. E. Petrov

SUMMARY

Conceptacles of *Ascoseira mirabilis* develop from the solitary initial cells originating in the course of simultaneous divisions of the «sporangial» cells, constituting the surface of the thallus in the intercalary growth zones (at the base of the lobes). The «sporangial» cells and the initial cells are homologous respectively to the unicellular sporangia and to the spores that, germinating *in situ*, produce gametophytes (the conceptacles). Having originated from certain forms closely allied to *Punctariaceae*, *Cyclosporeae* diverged in the course of their evolution. The result of this divergence was the appearance, on the one hand, of *Ascoseirales* characterized by the intercalary growth and the gametophytes growing into the sporophyte, and, on the other hand, of the *Fucales* characterized by the apical growth and by the gametophytes enveloped by overgrowing sporophyte tissues.

Индекс 582.57 : 576.12

А. П. Хохряков

БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОДА ЭРЕМУРУС В СВЯЗИ С ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЕМ И ЭВОЛЮЦИЕЙ

С 2 рисунками

(Получено 12 VII 1962)

Эремурус является одним из характерных и своеобразных родов флоры Средней Азии. Многие представители этого рода ценны как декоративные растения, но, к сожалению, еще очень мало распространены, хотя культура их и несложна. Объясняется это, может быть, тем, что до недавнего времени, до открытия в них ценных эмульгирующих веществ, их, кроме специалистов и местного населения, почти никто не знал. Между тем эремурусы интересны не только своими биохимическими особенностями, но и систематикой, морфологией, биологией и экологией.

При первом же знакомстве с родом *Eremurus* поражает выдержанность его морфологического типа, его форма роста. Все эремурусы построены по одному, строго определенному плану: короткое бочонковидное корневище с радиально отходящими от него толстыми корнями, розетка линейных килеватых листьев и султановидное соцветие из иногда мелких и невзрачных, а чаще крупных и красивых цветков. Размеры и число тех или иных органов могут колебаться в значительных пределах, но форма изменяется довольно слабо, и такие мелкие эремурусы, как *E. capusii* или *E. luteus*, имеющие в высоту всего 20—40 см, кажутся лишь уменьшенными копиями таких гигантов, как *E. robustus* или *E. aitchisonii*, достигающих 2—4 м.

Особенно бросается в глаза постоянство в строении вегетативных органов в сравнении с генеративными. Роду эремурус присущи четыре типа цветка: 1) листочки околоцветника узкие, невзрачные, с 3—5 жилками, околоцветник трубчато-колокольчатый, листочки внешнего и внутреннего круга равны друг другу, во время цветения и после едва завернуты внутрь. С адаксиальной стороны (со стороны цветоноса) располагается листочек внутреннего круга. Только что раскрывшиеся цветки по форме не отличаются от уже отцветших. При созревании плода околоцветник в виде колпачка остается на его верхушке. Тычинки, приблизительно равной длины с листочками околоцветника, созревают вскоре после раскрывания цветка, поочередно, начиная (чаще) с тычинки, расположенной на адаксиальной стороне и кончая противоположной (см. диаграмму, рис. 1, *II*). Столбик толстый, плодоножка дуговидно изогнута вверх (секция *Ammolirion*); 2) листочки околоцветника узкие, невзрачные, с 3 жилками, листочки внешнего и внутреннего круга равны друг другу, вскоре же после раскрывания цветка наполовину заворачивающиеся внутрь. С адаксиальной стороны располагается листочек наружного круга. Тычинки длиннее листочков околоцветника, созревают на второй-третий день после раскрывания цветка, почти одновременно, но примерно в том же порядке, что и у предыдущего типа (см. диаграмму, рис. 1, *III*). Столбик тонкий, нитевидный, во время пыления резко загнутый вниз, плодоножка дуговидно изогнута вверх (*E. spectabilis* s. l., *E. altaicus* s. l., *E. korshinskii*, s. l.);

3) листочки околоцветника широкие, ярко окрашенные в белый, желтый или розовый цвета, с одной жилкой. Листочки внутреннего круга гораздо шире листочков наружного. Вскоре после раскрывания цветка листочки

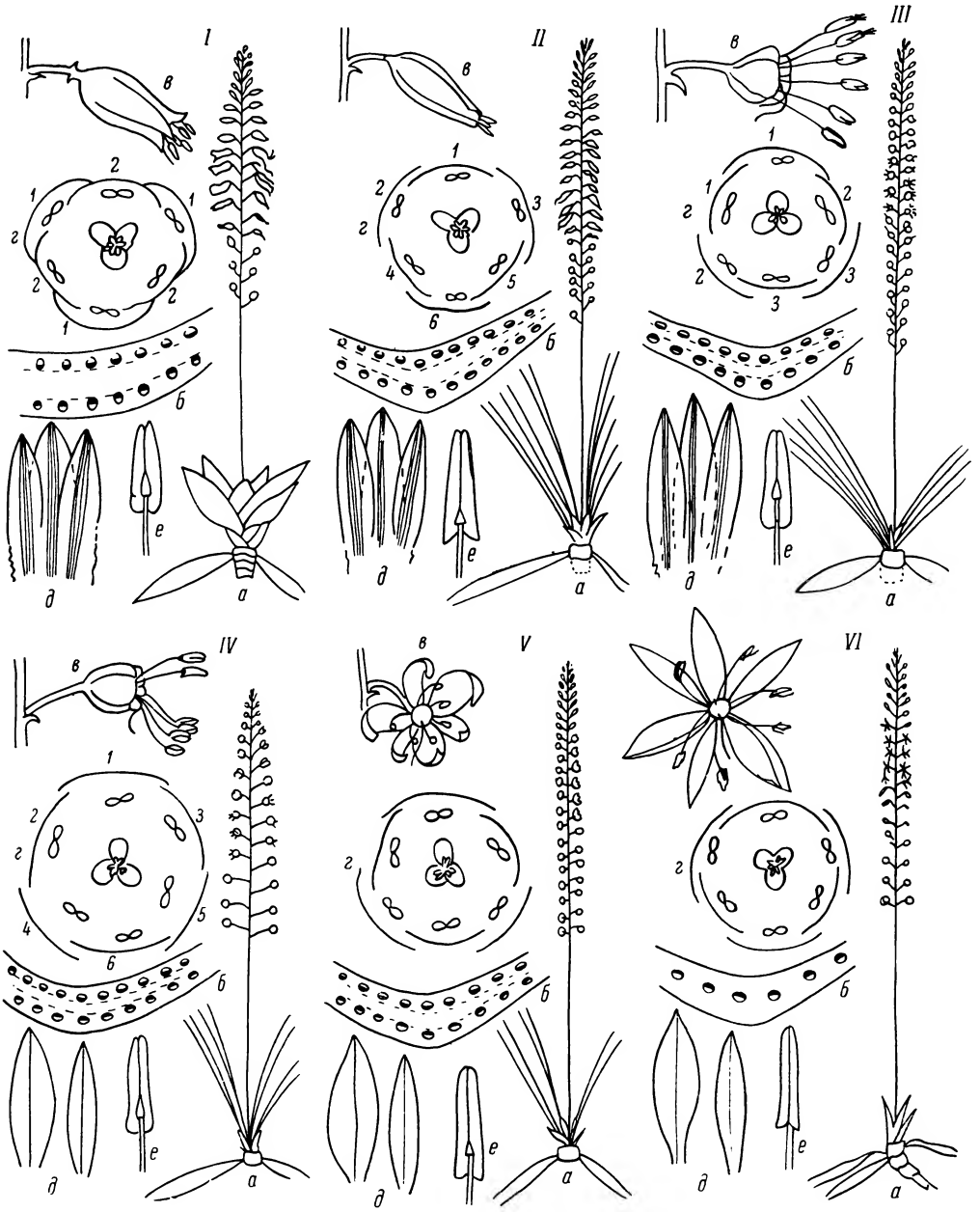


Рис. 1. Схемы строения и диаграммы цветков алоэ, эремурусов и антерикум.

I — *Aloe humilis* Ker.; *II* — *Eremurus inderiensis* (MB.) Rgl = *Ammolirion stevenii* Kar. et Kir.; *III* — *Eremurus spectabilis* MB.; *IV* — *Eremurus sogdianus* (Rgl.) Benth. et Hook. = *Selonia sogdiana* Rgl.; *V* — *Eremurus robustus* Rgl. = *Henningia robusta* Rgl.; *VI* — *Anthericum liliago* L. *а* — общий вид растений; *б* — схема поперечного разреза середины листовой пластинки с сосудистыми пучками; *в* — цветок; *г* — диаграмма цветка; *д* — листочки околоцветника; *е* — тычинка. *Цифры рядом с диаграммами* — порядок созревания тычинок.

околоцветника отгибаются назад, перед отцветанием же, наоборот, в виде колокольчика собираются вперед. С адаксиальной стороны расположен листочек наружного круга. Тычинки по длине примерно равны листоч-

кам околоцветника, созревают одновременно, сразу же после раскрывания цветка. Столбик тонкий, вначале загнут вниз, затем выпрямляется горизонтально, плодоножка горизонтально отогнута (секция *Trochantus* и *Henningia* (рис. 1, *V*); 4) листочки околоцветника средней величины, с одной-тремя жилками, — листочки наружного круга равны или уже листочков внутреннего. После раскрывания цветка листочки околоцветника постепенно заворачиваются наполовину внутрь. С адаксиальной стороны располагается листочек наружного круга. Тычинки примерно равны листочкам околоцветника, после раскрывания цветка резко отгибаются вниз, затем, по мере созревания, которое следует в том же порядке, что и у первой группы, выпрямляются горизонтально. Столбик толстоватый, вначале отогнутый вниз, затем выпрямляющийся горизонтально. Плодоножка горизонтальная или прижатая к оси соцветия (*E. turkestanicus*, *E. brachystemon*, *E. sogdianus;* рис. 1, *IV*).

Различия в строении цветков на фоне относительного однообразия вегетативных органов усугубляются следующим. При малых различиях в признаках последних, между ними имеются многочисленные переходные формы (по степени опушения, развитию воскового налета, форме прицветников, ширине листа и т. п.), в то время как между описанными типами цветков никаких переходных форм (среди более чем 60 видов эремурусов) нет.

Вряд ли можно найти другой пример, когда бы генеративные органы какого-либо рода были построены более разнообразно, чем вегетативные, и наоборот, можно привести немало примеров, когда секционные деления проводятся исключительно или почти исключительно на основании различий в строении вегетативных органов. Так, род *Galanthus* разделен на секции по признаку почкосложения, род *Iris* — на основе различий в строении листа и подземных органов; *Gaulteria* — также в зависимости от строения листовой пластинки.

Насколько вегетативные органы эремурусов построены однообразно, настолько своеобразно их строение. Правда, и линейные листья, и веретеновидные корни, и султановидное соцветие, и бочонковидное корневище свойственны многим однодольным и двудольным, но во флоре СССР не найдется другого рода, который обладал бы совокупностью всех этих признаков.

Своеобразен не только общий облик эремурусов, но и их анатомическое строение, особенно анатомия листовой пластинки. Дело в том, что листу эремурусов свойствен не один трансверзальный ряд сосудистых пучков, а два, проходящих вдоль нижней и верхней сторон листа; причем ксилема сосудистых пучков обоих рядов находится с их внутренней стороны, а флоэма — с наружной. Следовательно, поперечный срез листовой пластинки эремурусов весьма напоминает таковой у некоторых луков, имеющих унифациальную, но уплощенную листовую пластинку, что и дало повод В. В. Светозаровой (1955) причислить к унифациальным листьям также и лист эремуруса. Однако унифациальные листья потому так и называются (уни — один, фация — сторона), что у них развивается только одна, морфологически нижняя сторона листа, основания же, даже и у унифациальных листьев (и черешков) всегда бифациальны (Goebel, 1913; Troll, 1931, 1939; Troll u. Meyer, 1955). В зоне перехода от основания листа (часто имеющего у однодольных форму замкнутого трубчатого влагалища, открытого у своего верхнего конца) в черешок или непосредственно в пластинку, можно видеть, что верхние края основания (влагалища), переходящие в края пластинки, постепенно сближаются до полного смыкания и верхняя сторона как бы выклинивается. Эта переходная от основания к пластинке зона, где еще можно обнаружить присутствие верхней стороны, хорошо выражена у мечевидных листьев ирисов (рис. 2, *I*). У трубчатых или дорзивентрально сплющенных листьев луков (рис. 2, *II*, *III*), наоборот, эта зона очень коротка и мало заметна, но легко

обнаруживается по ходу сосудистых пучков, так как латеральные сосудистые пучки основания (они же — медианные сросшегося в трубку влагалища) в унифациальной пластинке вследствие сближения ее краев занимают медианное положение с адаксиальной стороны (Troll, 1939), образуя в переходной зоне более или менее крутую дугу. У эремурусов же (рис. 2, *IV*) латеральные сосудистые пучки основания в пластинке занимают также латеральное положение и, таким образом, никаких следов сближения краев пластинки незаметно. Листовые следы эремурусов располагаются так же двурядно, как и сосудистые пучки в самом листе, унифациальная структура которого как бы сохраняется и в стебле. У огромного же большинства других однодольных, в том числе имеющих унифациальные пластинки, листовые следы располагаются однорядной дугой или однорядным кольцом (если влагалище трубчатое).

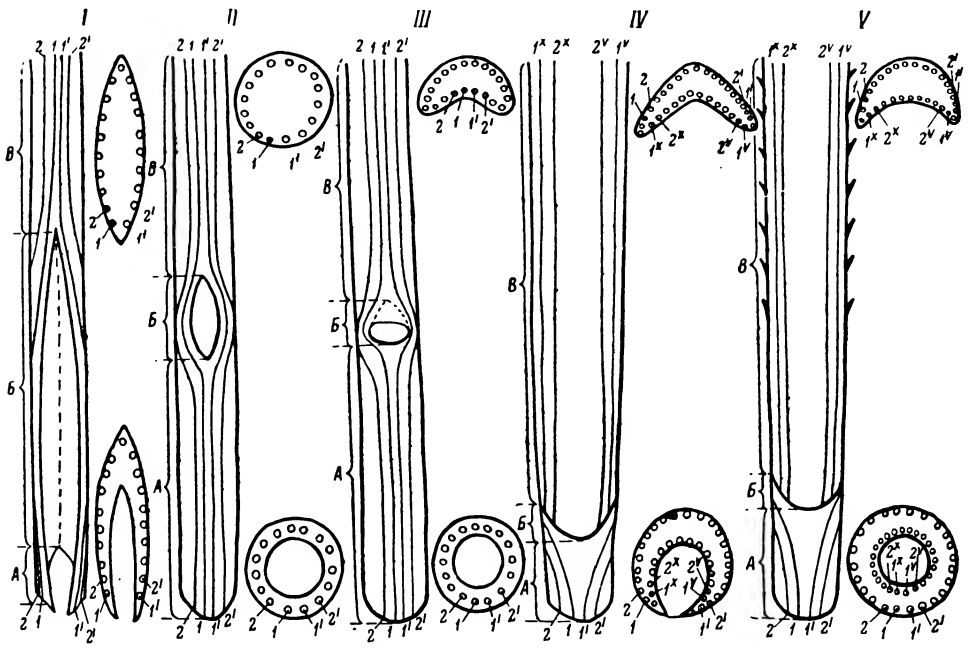


Рис. 2. Схема строения проводящей системы листьев с унифациальными (*I* — *Iris* sp., *II* — *Allium cepa*, *III* — *Allium nutans*) и с эквифациальными пластинками с двумя рядами сосудистых пучков (*IV* — *Eremurus* sp., *V* — *Aloe* sp.).

А — основание листа (влагалище); *Б* — переходная от основания к пластинке зона; *В* — пластинка. *Арабскими цифрами* с индексами обозначены различные сосудистые пучки.

Морфогенез листа эремурусов не имеет особенностей, присущих унифациальным листьям (Дайнега, 1902; Troll u. Meyer, 1955). Зачаток листа долгое время не дифференцируется на основание и пластинку, замыкание основания тонкой прозрачной пленкой происходит поздно, уже после формирования сосудистой системы. Лист эремуруса поэтому почти невозможно расчленить на основание и пластинку. Зачатки зеленых листьев в зимующей почке эремурусов очень сходны с защитными чешуями, внутренние из которых имеют два ряда сосудистых пучков, а наружные, морфологически неотличимые, один.

Между эпидермисом и рядами сосудистых пучков в листе эремурусов находится ассимиляционная ткань в виде неясностолбчатого мезофилла, между рядами сосудов — крупноклетная водоносная паренхима, постепенно разрушающаяся у старых листьев и очень сочная у молодых; поэтому молодые растения и молодые ростки эремурусов весьма походят на каких-то суккулентов, подобно тому, как это имеет место у *Xiphium*

(Родионенко, 1961). Между тем эремурусы, хотя и не типичные, но все же эфемероиды, в равнинных и предгорных районах прекращающие вегетацию к середине—к концу июня. В то же время несколько видов эремурусов (*E. luteus*, *E. capusii*, *E. albertii* и др.), обладающих наиболее ярко выраженным эфемероидным характером, обитают исключительно на пестроцветах, которым эфемероиды совершенно не свойственны.

Своеобразно протекает закладка и развитие цветков у тех типов, где с адаксиальной стороны расположен листочек наружного круга околоцветника. В этих случаях он образуется первым и развивается раньше других; в стадии формирования гинецея, когда листочки околоцветника смыкаются, он приобретает шлемовидную форму (наподобие шлема у *Aconitum*) и раза в полтора превосходит прочие листочки. В дальнейшем же различия эти постепенно сглаживаются и у бутонов, готовых к раскрытию, совершенно исчезают.

Как видим, исследователю, столкнувшемуся с такими своеобразными особенностями строения и биологии эремурусов, есть над чем задуматься. Прежде всего меня заинтересовал вопрос, что же представляет собой лист эремуруса?

Особенности анатомического строения листа эремуруса известны уже довольно давно (Bouvier 1915; Arber 1925). Тогда же было найдено еще несколько родов с листьями подобного же характера, как то: *Asphodelus*, *Asphodeline*, *Bulbine*, *Bulbinella*, *Bulbinopsis*, *Kniphofia*, *Aloe*, *Gasteria*, *Havortia*. Все они относятся к подсемейству *Asphodeloideae*. Некоторым же представителям порядка *Agavales* (Hutchinson, 1960), *Agave* (Krause, 1930), *Xanthorrhoea* (Velenovsky, 1905; Arber, 1925), *Yucca* и *Dracaena* (*D. draco*, *D. hookeriana*, *D. angustifolia*) свойственна проводящая система в общем того же типа, но часто и с верхней и особенно с нижней стороны у них проходит несколько рядов сосудистых пучков; их особенно много в толстых листьях агав, где сосудистые пучки располагаются скорее не рядами, а слоями. В четырехгранных же или трехугольных листьях *Xanthorrhoea* сосудистые пучки располагаются концентрически. Другим представителям порядка *Agavales*, например *Cordyline*, *Sansevieria*, *Dorianthes*, *Fourcroya*, и пальмам свойственно несколько иное расположение сосудистых пучков: в основание листа они так же входят несколькими (двумя-тремя) рядами, но все сосудистые пучки ориентированы одинаково, ксилемой вверх, а в тонкой листовой пластинке они располагаются в один слой. По этому же типу построена проводящая система *Dracaena deremensis* N. E. B. (наши данные) с той лишь разницей, что в листовой пластинке сосудистые пучки расположены как бы боком, с ксилемой, обращенной к средней жилке.

На подобном материале Арбер (Arber, 1918, 1921, 1925) и построила свою филлоидную теорию происхождения листа однодольных; она считала, что многослойное расположение сосудистых пучков свойственно только черешкам (по аналогии с филлодиями акаций) и что сосудистые пучки верхнего ряда (или рядов) являются инверсионными, т. е., что они отщепляются в основании листа от сосудов нижнего ряда, а затем часто перевертываются на 180°.

Инверсионные пучки действительно имеются в листьях растений некоторых родов, например у *Pontederia* (Geisberg, 1922) и *Narcissus* (Troll, 1939), но, как сказано выше, даже листовые следы эремурусов сохраняют двурядное расположение сосудистых пучков, так же как и листовые следы алоэ. У прочих же родов с многорядным и многослойным расположением сосудистых пучков характер листовых следов также вполне соответствует характеру проводящей системы листовой пластинки.

Основываясь на высказывании Энглера (Engler 1909) о независимом развитии однодольных и двудольных от общих предков, Петерс (Peters, 1927) сделал предположение, что листья с инверсионными пучками, как у *Pontederiaceae*, являются первичным типом для однодольных. Однако,

не говоря уже о том, что различного рода инверсии всегда имеют вторичный характер, исходя из концепции М. М. Ильина (1950) и Корнера (Corner, 1953—1954) о первичности древесной формы роста у однодольных, их первичным типом следует считать лист типа *Xanthorrhoea*, из которого легко путем упрощения произвести все другие типы листьев однодольных. Наличие же сосудистых пучков с обратной ориентацией (флоэма сверху, ксилема внизу) связано, быть может, с наличием концентрических амфивазальных пучков, свойственных древесине лилейных (Roseler, 1888), встречающихся в корневищах многих травянистых лилейных и ароидных (Zweigelt, 1912; Arber, 1925), а также в надземных стеблях, в области узлов, у злаков и осок; на это указывал еще Джеффри (Jeffrey, 1917), который считал наличие амфивазальных пучков весьма древним признаком. Есть амфивазальные пучки и в корневищах эремурусов. Выходя из центрального цилиндра такой пучок трансверзально делится на две части, из которых нижняя является продолжением сосудистого пучка верхней стороны одного листа, а верхняя — продолжением одного из сосудистых пучков нижней стороны другого листа.

Таким образом, вывод ясен: лист эремуруса не унифациальный, а обычный бифациальный лист, унаследовавший свою проводящую систему от весьма далеких деревянистых суккулентных предков. Ввиду того, что верхняя и нижняя стороны у него устроены одинаково, его следует, по терминологии Тролля (Troll, 1939), называть эквифациальным. Эквифациальная структура листа, свойственная также листьям компасных растений, есть один из характерных признаков суккулентов, каковыми являются алоэ, гастерия и хаворция, относимые Краузе (Krause, 1930) к группам *Asphodeloideae — Aloinae*, а также и более близкий родственник эремурусов — бульбине. Собственно, разница между листьями эремурус, асфоделюс, асфоделине, бульбинопсис и бульбинелла, с одной стороны, и листьями перечисленных лилейных суккулентов, с другой, состоит лишь в гораздо меньшем развитии у первых срединной водоносной паренхимы. Шнарф (Schnarf u. Wunderlich, 1939) нашел большое сходство между двумя вышеназванными группами в эмбриологии, а затем (Schnarf, 1944) и в анатомии и микрохимии. Оказалось, в частности, что эремурусам свойственны так называемые алоэ-клетки, дающие специфическую микрохимическую реакцию.

Напротив, листья других *Asphodeloideae* (*Anthericum*, *Chlorophytum* и др.) не имеют никаких следов водоносной паренхимы, и сосудистые пучки в них расположены в один ряд. Лишь в листьях некоторых *Scilloideae* (*Dipcadi*, *Albuca* и некоторые другие) имеется два ряда сосудистых пучков: один — срединный — из крупных, и второй, расположенный несколько выше или ниже, — из более мелких, с нормальной ориентацией ксилемы и флоэмы. Далее, если корни эремурусов покрыты однослойным эпителием (кожицей), то корни антерикумов, часто так же имеющие клубневидную форму, — многослойным эпителием.

После всего сказанного, конечно, неудивителен вывод Шнарфа о большой генетической близости между *Asphodelinae*-группой (*Asphodelus*, *Asphodeline*, *Eremurus*, *Bulbine*, *Bulbinopsis*, *Bulbinella*, *Alectorurus*) и *Aloinae*-группой (*Aloe*, *Kniphofia*, *Apicra*, *Havortia*, *Lomatophyllum*, *Gasteria*).

Сходство в строении вегетативных органов *Asphodelinae* и *Aloinae* бесспорно, но есть ли какое-либо сходство между ними в строении цветка, так как цветок до сих пор все-таки остается основой систематики цветковых?

Основное различие в строении цветков этих двух групп, хотя и резко бросается в глаза, но на самом деле не так уж велико. У *Asphodelinae* околоцветник открытый, колесовидный, состоящий из свободных листочков, у *Aloinae* — трубчатый или колокольчатый, из более или менее сросшихся листочков. Но у секции *Ammolirion* рода *Eremurus*, как мы

видели, околоцветник также колокольчатый, со сросшимися в основании листочками. У многих же алоэ (например, *A. myriacantha*, *A. pratensis*, *A. somaliensis*) листочки околоцветника, особенно внутреннего круга, свободны почти до основания (Berger, 1909). Количество жилок на листочках околоцветника у алоэ 5—7, у аммолирион 3—5, расположение листочков околоцветника одинаковое. У некоторых видов алоэ, как и у *Trochantus*, *Henningia* и *Eremurus sogdianus*, листочки околоцветника неравной величины, внутренние значительно шире наружных. Все алоэ и все эремурусы протерандричны; пыльники (точнее связники) у обоих родов имеют весьма специфическое образование, канавку; гинецей у них также построен одинаково. Плод — округлая или овальная коробочка часто с поперечными морщинками, семена — трехгранные, часто с крыловидными выростами.

Если цветки *Ammolirion* имеют много общего с цветками *Aloe*, то цветки *Henningia* благодаря строению околоцветника кажутся сходными с цветками *Anthericinae*, однако строение тычинки у них совершенно различно; к тому же у *Henningia* с адаксиальной стороны расположен листочек наружного круга, а у всех других *Asphodeloideae* — внутреннего круга (рис. 1, *V*, *VI*).

Характерной чертой строения цветков эремурусов, подмеченной еще Регелем (Regel, 1873а, 1873б), как и у других *Asphodeloideae*, является наличие так называемого сочленения. Есть оно и у алоэ, гастерии и хаворции. Морфологическая сущность этого явления состоит в том, что листочки околоцветника прикрепляются не непосредственно к цветоложу, а несколько ниже, таким образом, что их нижние части полностью срастаются с цветоножкой, образуя особый орган — перикладиум (Velenovsky, 1905—1913). В месте сочленения (т. е. в месте непосредственного прикрепления листочков околоцветника) очень часто у некоторых родов находится один—несколько предлистьев (Schlitter, 1953), что особенно характерно для *Anthericinae*. У эремурусов мне не приходилось наблюдать такого явления, и у других *Asphodelinae* и *Aloinae* оно является редкостью. На гербарном материале Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР мне удалось видеть предлистья в месте сочленения у единичных экземпляров *Asphodelus ramosus*, *Bulbine annua*, *Aloe plicatilis*.

Невольно возникает мысль, не вызвано ли более раннее и быстрое развитие первого листочка околоцветника у эремурусов срастанием его с предлистом? Это тем более вероятно, что листочек этот расположен с адаксиальной стороны, т. е. там, где и полагается быть предлисту. Правда, он всегда однокилевой, но в области соцветия у лилейных двукилевость предлиста — признак весьма невыдержанный (Arber, 1925; Schlitter, 1953). Некоторый намек на такую возможность мы находим у Гебеля (Goebel, 1931). Первые листочки околоцветника у зачатков цветков *Hemerocallis fulva* он называет предлистьями. Подобное же явление — более быстрое и более мощное развитие одного из листочков околоцветника наружного круга — обнаружено у *Allium cepa* (Jones и Emsweller, 1936; цит. по Esau, 1953).

Формы же роста, особенно способы нарастания, в обеих группах довольно сходны. Так, среди бульбин несколько видов — *B. rostrata*, *B. caulescens*, *B. frutescens* — кустарнички, наоборот, все книфофии — многолетние травы, очень сходного с бульбинами и эремурусами облика. Наиболее прогрессивным родом среди обеих групп в отношении жизненных форм следует признать эремурусы как вследствие их эфемероидности, так и потому, что они (может быть, за исключением *Eremurus persicus* — секция *Henningia*) вегетативные однолетники, т. е. такие многолетние травянистые растения, у которых все органы, в том числе и «многолетние» (клубни, луковицы, корневища), претерпевают полную смену в течение одного сезона (Любарский, 1951).

Правда, почки возобновления у многих вегетативных однолетников закладываются за год-два до их развертывания, но в первый год они обычно

состоят лишь из конуса нарастания с небольшим числом листовых зачатков. Сосудистые пучки начинают развиваться менее чем за год до развертывания листьев. В покоящемся состоянии (большую часть лета и до начала весны) стеблевая часть (корневище) эремурусов представлена всего одним годичным приростом прошлого сезона с зачатком будущего прироста. Следующей весной этот зачаток разовьется в новый годичный прирост, в то время как прошлогодний годичный прирост к концу весны постепенно отомрет. Таким образом, в развитом состоянии каждый годичный прирост живет всего около одного года.

При сравнении эремурусов и других вегетативных однолетников с алоэ очень ярко выступает гомология их стеблевых частей. Становится ясно, что корневище (или клубень) геофитов гомологичен лишь одному годичному приросту стебля (ствола) алоэ, а надземный стебель — одному соцветию.

Соцветие у эремурусов, как и у алоэ (Berger, 1909; Bremekampf, 1937), терминальное; почка возобновления развивается из пазухи ближайшего к соцветию листа.

Несмотря на, казалось бы, большую разницу между эремурусами и алоэ по форме роста (алоэ — в основном деревянистые растения, эремурусы — вегетативные однолетники), между этими двумя родами можно установить прямую связь по этому признаку. Так, среди алоэ немало, особенно в секции *Leptaloe*, травянистых многолетников с розеткой трехгранных или линейных, часто слабо суккулентных листьев, иногда даже опушенных (у *A. parviflora*), с толстыми веретеновидными корнями и неветвистым султановидным соцветием. Среди же эремурусов один вид (*E. persicus*), судя по гербарному материалу Ботанического института им. В. Л. Комарова, обладает 2—3-летним корневищем. Степень эфемероидности эремурусов также различна. Наименее эфемероидные виды, принадлежащие к секции *Trochantus*, цветут в ботанических садах вместе с книфофоиями на месяц-полтора позже наиболее ранних эремурусов (*E. capusii*, *E. alberti*, *E. lactiflorus*) и на полтора-два месяца позже тюльпанов, гусиных луков, рябчиков и других ранних луковичных.

Таким образом, строение как вегетативных, так и генеративных органов *Asphodelinae* и *Aloinae* говорит об их весьма большой близости. Принимая во внимание рудиментарную суккулентность *Asphodelinae* и наличие древесных и полудревесных форм среди *Aloinae*, можно утверждать, что *Asphodelinae* является производной группой, а *Aloinae* — исходной, первичной.

О том, что трансформация жизненных форм однодольных, так же как и двудольных, шла от древесных форм к травянистым многолетникам и далее к вегетативным и генеративным однолетникам говорит в настоящее время все больше и больше данных. В качестве примеров можно привести работы М. М. Ильина (1950) по анатомии древесины и типам вторичного утолщения у однопокровных, однодольных и саговников, Корнера (Corner, 1953—1954) по сравнительной морфологии вегетативных органов и плодов покрытосеменных, Л. А. Куприяновой (1954) по палинологии однодольных, Я. И. Проханова (1960) по сравнительной морфологии однодольных. Трансформация жизненных форм растений от деревьев к травам является, на наш взгляд, отражением открытого еще Энгельсом закона убыстрения темпов развития в процессе эволюции природы и общества, достигающего своего наиболее полного выражения в растительном мире у эфемеров и эфемероидов, представленных в основном вегетативными однолетниками. С эфемероидизацией связана, по-видимому, и редукция суккулентной структуры листа эремурусов, так как эфемероидность, являющаяся приспособлением к сезонной влажности (или освещенности), несомненно связана с мезофитизацией ксерофитных структур, если таковые имелись у предковых форм.

В свете вышеизложенного понятна и приуроченность некоторых видов эремурусов к пестроцветам, так как последние являются хранилищем древних ксерофитных форм, многие из которых имеют ясные африканские связи и большей частью именно южноафриканские (Попов, 1923, 1927). М. Г. Поповым же отмечено, что для многих видов флоры пестроцветов очень характерна некоторая суккулентность, так же как и для меловой реликтовой флоры юго-востока России.

Теперь осталось осветить последний вопрос: где и когда произошло образование эремурусов, отщепление их предков от древних типов алоэ. С первого взгляда кажется, что географически алоэ и эремурус весьма далеки друг от друга. Но алоэ, как и многие другие представители южноафриканской флоры, имеют интересную особенность в своем распространении, уже довольно давно подмеченную Энглером (Engler, 1879, 1914), а именно: хотя большинство видов этого рода сосредоточено в южной Африке, несколько видов, относящихся к различным подсекциям секции *Eualoe*, представленной главным образом многолетними травянистыми суккулентами, обитают к северу от экватора, в Сомали, Эфиопии, Нубии и Аравии. Один из этих видов, *A. vera* L., имеет чрезвычайно широкую область распространения, от Канарских островов на западе до Китая на востоке (subsp. *chinensis*). На Антильских островах этот вид считается заносным (Berger, 1909). Северная граница этого вида проходит через северную Аравию и южный Иран, откуда в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова имеются сборы Зарудного (экспедиция Зарудного 1900—1901 гг., 21 2 1900. Старый Сарбаз, село Пирдан, Персидский Белуджистан) и Предтеченского (С. А. Предтеченский 1930—1931 гг. Бенду Аббас, южная Персия, среди пальмового леса и вблизи него. 2 12). Сборы эти определены О. А. Федченко.

Проникновение южноафриканских типов в область древнего Средиземноморья произошло, согласно Попову (1927) и Е. П. Коровину (1961), в середине—конце палеогена, скорее всего в олигоцене. Тогда же или несколько позже из древних средиземноморских типов алоэ в Передней Азии начали формироваться секции современного рода эремурус. Южная граница ареала этого рода, установленная Федченко (1907), примерно совпадает с северной границей ареала алоэ, и уже у южных пределов своего распространения (в Передней Азии и Иране) эремурусы представлены довольно большим числом видов и всеми секциями. Особенно примечателен тот факт, что из 6—8 видов секции *Ammolirion* в этой области отсутствует только один, *E. comosus*, имеющий разорванный, фрагментарный ареал в южном Гиссаре, Дарвазе и Бальджуане. Таким образом, имея наиболее близкое к алоэ строение цветка, эта секция ближе других стоит к ним и географически. С другой стороны, секция *Trochantus* наиболее близка к алоэ биологически (наименее эфемероидные виды), а секция *Henningia* по форме роста (многолетнее корневище у *E. persicus*). Среди этой последней, основываясь на исследованиях М. Н. Прозиной (1937), более древними видами можно считать довольно низкорослые и редкоцветные, похожие в этих отношениях на травянистые алоэ, *E. anisopterus*, *E. lactiflorus*, *E. albertii* (один из специфических видов пестроцветов). Самыми молодыми видами рода, по Прозиной, являются *E. kaufmanii* и наиболее высокорослый из всех *E. robustus*. Наиболее древним видом рода с кариологической точки зрения Прозина считает *E. spectabilis* (секция *Eueremurus*). Как видим, все секции рода эремурус обладают каким-либо древним признаком и в то же время ни одна из них не имеет полного набора таких признаков. Даже цветок секций *Trochantus* и *Henningia* (у которых он построен совершенно одинаково) и *E. sogdianus* естественнее выводить не из цветка *Ammolirion*, а непосредственно из алоэ, у которых листочки околоцветника часто неравной величины и довольно сильно отогнуты (*A. aethiopica*, *A. percrassa* и др.). Само собою напрашивается вывод об очень ранней дифференциации рода на секции,

если не о полифилетическом его происхождении. И в том и в другом случае гораздо естественнее рассматривать род *Eremurus* s. l. в качестве четырех самостоятельных родов: *Eremurus* M. B. s. str. (*E. spectabilis* s. l., *E. altaicus* s. l., *E. korshinskii*), *Selonia* Rgl. (*E. sogdianus*, *E. brachystemon*, *E. turkestanicus*), *Ammolirion* Kar. et Kir. (=sect. *Ammolirion* Boiss.), *Henningia* Kar. et Kir. (=sect. *Trochantus* Boiss.+*Henningia* Boiss.).

Речь, таким образом, идет лишь о восстановлении давно установленных и широко признанных в свое время родов. Все дело в том, что диагнозы родов *Ammolirion* и *Henningia*, данные Карелиным и Кирилловым (Karelin et Kirilow, 1842), не были достаточно четкими; основное различие между этими родами и эремурусом они видели в строении тычинок, плодов и семян, каковые, как показал Регель (Regel, 1873а, 1873б), оказались несущественными, на основании чего они и были присоединены им к *Eremurus*. После этого потеряло всякий смысл и выделение в особый род (*Selonia*) *E. sogdianus*, который и был присоединен к *Eremurus* Бентамом и Гукером (Bentham a. Hooker, 1883). Кажется довольно странным, что Регель, описавший род *Selonia*, и видевший главное его отличие от *Eremurus* s. l. в строении околоцветника, не придал значения еще более резким отличиям в строении околоцветника у *Ammolirion* и *Trochantus*. Признание самостоятельности всех трех родов (*Ammolirion*, *Selonia*, *Henningia*) тем более оправдано, что для всего семейства лилейных чрезвычайна характерна константность, очень слабая вариабильность в строении цветка на фоне чрезвычайно сильной изменчивости в строении вегетативных органов (Krause, 1930; Deyl, 1955; Jatindra, 1955). Можно привести немало примеров, когда разделение на роды производится на основании гораздо меньшей совокупности признаков, чем в данном случае, например, всего по одному-двум признакам у *Asperula — Galium*, *Campanula—Adenophora—Symphiandra*, *Hieracium — Crepis*, а среди лилейных у *Merendera—Colchicum*, *Muscari—Bellevalia* и *Hyacinthus—Hyacinthella*.

ЛИТЕРАТУРА

Дайнега В. А. (1902). Материалы по истории развития листа и заложению в нем сосудистых пучков. — Ильин М. М. (1950). Поликамбиальность и эволюция. Пробл. бот., I. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Куприянова Л. А. (1954). Палинологические данные о филогении класса однодольных растений. Вопр. бот., I. — Любарский Е. Л. (1961). Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков. Бот. журн., 7. — Попов М. Г. (1923). Флора пестроцветных толщ (краснопесчаниковых низкогорий) Бухары. Тр. туркестанск. научн. общ., 1. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15. — Прозина М. Н. (1937). Опыт построения филогенетического развития рода эремурус. Биолог. журн., VI, 3. — Проханов Я. И. (1960). Таксономическое положение однодольных и проблема их происхождения. Пробл. филогении и филогенеза. — Родионенко Г. Н. (1961). Род ирис. — Светозарова В. В. (1955). Некоторые данные об анатомическом строении эремурусов. Бюлл. ГБС, 20. — Федченко О. А. (1907). Заметки о географическом распространении рода эремурус. Изв. СПб. бот. сада, 68. — Arber A. (1918). The phyllode theory of the monocotyledonous leaf with special reference to anatomical evidence. Ann. of Bot., 32. — Arber A. (1921). The leaf sturcture of the *Iridaceae*, considered in relation to the phyllode theory. Ann. of. Bot., 35. — Arber A. (1925). Monocotyledons. A morphological study. — Bentham G. a J. D. Hooker. (1883). Genera Plantarum, 3 : 2. — Berger A. (1909). *Asphodeloideae — Aloineae*. Pflanzenreich, 33. — Bouvier W. (1915). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Asphodeloideae*. Denkschr. Ak. Wiss. m-n. Kl., 91. — Bremekampf C. E. B. (1937). Amaryllideen-Studien, I. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 55. — Corner E. S. (1953—1954). The Durian-theory extended, 3. Pachycaul and megaspermy-conclusion. Phytomorphology, 3, 5—6; 4, 3—4. — Deyl M. (1955). The evolution of the plants and the Taxonomy of the Monocotyledons. Sborn. nar. Mus. v Praze, 9, 6. Bot., 3. — Engler A. (1879). Versuch einer Entwiklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode, I. — Engler A. (1909). Syllabus der Pflanzenfamilien. — Engler A. (1914). Ueber Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerotermer Pflanzen. Sitzber. Kön. Pruss. Akad. Wissensch., 20. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Geisberg E. (1922). Zur Deutung der Monokotyledonblätter als Phyllodien. Flora, 11,5. — Goebel K.

(1913). Organographie der Pflanzen, I. 2 Aufl. — Goebel K. (1931). Blütenbildung und Sprossgestaltung. — Hutchinson J. (1960). Families of flowering plants, 2, 2 Ed. — Jatindra M. (1955). A critical review on the importance of the order *Liliflorae*. Bull. of Bot. Soc. of Bengal, 9, 1. — Jeffrey E. C. (1917). The anatomy of woody plants. — Jones H. A. a. S. L. Emsweller. (1936). Development of the flower and macrogametophyte of *Allium cepa*. Hillardia, 10. — Karelin et Kirilow. (1842). Enumeratio Plantarum. Bull. nat. Moscou, 15. — Krause K. (1930). *Liliaceae*. Pflanzenfamilien, 15. 2 Aufl. — Peters T. (1927). Über die Bedeutung der inversen Leitenbündel für die Phyllodien-theorie. Planta, 3. — Regel E. (1873a). Descriptiorum plantarum novarum. Acta horti petropol., II, 2. — Regel E. (1873б). *Eremurus robustus*. Gartenflora. — Roseler P. (1888). Anatomie und Entwiklungsgeschichte der sekündären Gefässbündel bei *Yucca*, *Aloe* und *Dracaena*. — Schlitter J. (1953). Blütenarticulation und Phyllocladien Liliaceen. Fedde repert., 55, 2/3. — Schnarf K. (1944). Ein Beitrag zur Kentniss der Verbreitung des Aloins und ihrer systematische Bedeutung. Wiener bot. Zeitschr., 93, 3/4. — Schnarf K. u. R. Wunderlich. (1939). Zur vergleichende Embriologie der Liliaceen-Asphodeoideae. Flora, 33. — Troll W. (1931). Blatt. Handwörterbuch für Wissenschaften. — Troll W. (1939). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. — Troll W. u. H. J. Meyer. (1955). Entwiklugsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifaziäler Blattstrukturen. Planta, 46, 1. — Velenovsky J. (1905—1913). Vergleichende Morphologie der Pflanzen. — Zweigelt F. (1912). Vergleichende Anatomie der *Asparagoideae*, *Ophiopogonoideae*, *Aletroideae*, *Luzuriagoideae* und *Smilacoideae*. Denkschr. Akad. Wissensch. m-n. Kl., 88.

Главный
ботанический сад,
Москва.

PECULIAR BIOLOGO-MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE GENUS *EREMURUS* AS RELATED TO ITS ORIGIN AND EVOLUTION

By A. P. Khokhriakov

SUMMARY

There is a striking similarity in the structure of both the vegetative organs (particularly, of the leaf) and of the reproductive organs (especially, of the stamen) between *Asphodelineae* (including *Eremurus*) and *Aloe*. There exist all the transitions between the succulent arborescent *Aloe* and the herbaceous semiephemeroid *Eremurus* with respect to both the growth form and the biology.

Regarding the monocotyledons as having originated directly from the gymnosperms, the author arrived at the conclusion about the origin of *Eremurus* (or, more precisely, of its ancestors) from certain ancient types of *Aloe*.

In view of the fact that there are four widely differing flower types within the genus *Eremurus* without any transitions between them (the structure of the vegetative organs being much more constant), it is proposed to restore the genera *Ammolirion* Ker. et Kir., *Henningia* Kar. et Kir. and *Selonia* Rgl.

Индекс 582.29 : (471.21)

А. В. Домбровская

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КУСТИСТЫХ И ЛИСТОВАТЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ОСНОВНЫХ ТИПАХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ХИБИНСКОГО ГОРНОГО МАССИВА

(Получено 1 II 1963)

Хибинский горный массив находится в западной части Кольского полуострова между 67°32′ и 67°54′ с. ш. и 33°12′ и 34°17′ в. д. и достигает высоты 1000—1100 м над ур. м. Исследованный нами район охватывает центральную и западную часть массива.

М. В. и А. А. Корчагины (1932), Б. А. Мишкин (1953) и Р. Н. Шляков (1961) в своих работах выделяют 3 основных высотных пояса в растительном покрове Хибинских гор: 1) лесной пояс, 2) субальпийский (Корчагины, Мишкин) или пояс березовых криволесий (Шляков) и 3) альпийский (Корчагины, Мишкин) или тундровый или гольцовый пояс (Шляков). В своей работе я следую в основном Шлякову (1961), однако при изучении лишайниковых группировок стала очевидной необходимость выделить четвертый, самый верхний высотный пояс — пояс высокогорных пустынь, как это делает Е. Г. Чернов (1953) и как это сделано на Карте растительности европейской части СССР (1950). Пояс этот я называю в дальнейшем поясом высокогорных каменистых пустынь или сплошных каменных россыпей.[1]

I. Пояс лесов

Пояс лесов располагается на высоте 140—500 м над ур. м. по склонам гор всех экспозиций, по речным долинам и по прилегающим к горам участкам равнины. Он представлен первичными еловыми, сосновыми и смешанными лесами, а также вторичными сосновыми и березовыми лесами, возникшими на месте гарей или вырубок.

Еловые леса нашего района могут быть разделены на травяные и кустарничковые ельники.

Травяные, в частности гераниевые ельники, встречаются на склонах всех экспозиций на высоте 300—470 м над ур. м. Эти наиболее богатые по видовому составу сосудистых растений ельники приурочены к более благоприятным (по питанию и увлажнению) почвенным условиям. Почти постоянной является здесь примесь березы и рябины, довольно часто встречается мелкая осина.

Из-за пышного травяного покрова почвенные лишайники здесь нигде не имеют массового распространения, и видовой состав их довольно беден (табл. 1). Как видно из таблицы, наиболее распространены здесь представители семейства *Peltigeraceae* (особенно обильна тут *Nephroma arcticum*).[2] На замшелых гниющих пнях и поваленных стволах деревьев, на замшелых камнях из-за отсутствия конкуренции с травянистыми растениями как видовой состав, так и обилие лишайников увеличиваются (табл. 1).

[1] Описывая распределение кустистых и листоватых лишайников в основных растительных группировках Хибин, я в своей статье, как это обычно делается в лихенологической литературе, не ставила задачу дать полную геоботаническую классификацию растительного покрова. Выделенные мною подразделения охватывают сходные в отношении напочвенных лишайниковых синузий растительные группировки, но сплошь и рядом не являются равноценными по своему таксономическому значению. Тут могут быть отмечены наряду с формациями (смешанные елово-березовые леса) группы ассоциаций (еловые кустарничковые леса) или даже отдельные ассоциации (сосняк-брусничник).

[2] Латинские названия лишайников приведены по определителю М. П. Томина (1937), роды *Stereocaulon* и *Gyrophora* — по Фрею (Frey, 1933), а *Cetraria juniperina* f. *viridis* — по Цальбрукнеру (Zahlbruckner, 1930).

ТАБЛИЦА 1

Распространение главнейших видов кустистых и листоватых лишайников по основным растительным группировкам

Группы	Виды лишайников	Темные леса		Светлые леса				Первичные смешанные елово-березовые леса	Березовые криволесья	Тундры			Высокогорная пустыня
		еловые		сосновые		березовые вторичные				собственно горные тундры		каменистые горные тундры	
		травяные	кустарничковые	первичные	вторичные на месте гарей	на месте гарей	на месте вырубок			кустарничково-лишайниковые	кустарничково-моховые		
I	*Nephroma arcticum*	0△+	0△+	.	+	.	+	+	0+	+	+	.	+
	N. parile	0	.	.	.	.	.	.	0	.	.	.	.
	N. resupinatum	△	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Peltigera aphthosa	.	0△+	+	+	+	+	+	0+	+	+	+	.
	P. canina	△+	△+	.	.	.	.	.	0+	+	+	.	.
	P. polydactyla	+	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.
II	*P. erumpens*	.	.	.	.	+	.	+	0+	+	+	.	.
	P. malacea	.	0+	.	.	.	+	+	0+	+	.	+	+
	P. rufescens	.	.	.	.	.	+	+	0+	+	.	.	.
	P. scabrosa	△+	.	0	0+	+	.	+	0+	.	+	.	+
	Cladonia alpestris	.	0△+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.
	C. mitis	.	0△+	0+	0△+	0△+	+	0+	0+	+	+	+	+
	C. rangiferina	.	0△+	0+	0+	0	.	+	0+	+	+	+	.
	C. coccifera	.	0△	△	0+	△+	.	0△	0+	+	.	+	.
	C. cenotea	.	0△	△	0△+	+	.	△	.	+	.	.	.
	C. cornuta	.	0△+	0	0△+	0△+	△	0△	.	+	.	.	.
	C. crispata	.	0△+	0	0△+	0+	0	△	.	+	.	.	.
	C. deformis	.	0△+	.	0△+	0△+	.	0△	0	+	.	.	.
	C. fimbriata	.	△	.	0△+	△	.	△	0	+	.	.	.
	C. furcata	.	0	.	.	0+	.	.	0	.	.	.	.
	C. amaurocrea	.	0	.	.	0	.	.	0	+	.	+	+
	C. uncialis	.	0+	.	0+	0△+	.	.	0+	+	.	.	.
	C. gracilis	.	0	.	0+	+	.	.	0+	.	.	×	.
	C. gracilis var. *chordalis*	.	0△+	0△	0	0	0	0	0+	+	.	.	.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Группы	Виды лишайников	Темные леса		Светлые леса				Первичные смешанные елово-березовые леса	Березовые криволесья	Тундры			Высокогорная пустыня
		еловые		сосновые		березовые вторичные				собственно-горные тундры		каменистые горные тундры	
		травяные	кустарничковые	первичные	вторичные на месте гарей	на месте гарей	на месте вырубок			кустарниково-лишайниковые	кустарниково-моховые		
II	*C. pyxidata*	·	0△	△	0+	△	△	0	0+	·	·	·	·
	C. alpicola	·	0△	·	0+	0+	·	·	0+	+	·	·	·
	C. bellidiflora	·	0	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·
	Sterecaulon paschale	0+	0+	△	+	0+	+	+	0+	+	·	+	+
	S. tomentosum	·	0	·	0+	+	·	·	0	+	·	·	+
III	*Sphaerophorus globosus*	·	△	0	·	0	·	·	+	·	·	+	·
	Cladonia elongata	·	0△+	·	0+	·	·	·	0	+	·	+	+
	Stereocaulon alpinum	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·
	Cetraria nivalis	·	0	·	0+	0	·	0	0+	+	+	+	+
	C. islandica	·	·	·	+	0	+	+	+	+	+	+	+
	C. cucullata	·	·	·	·	0	·	0	0+	+	+	+	·
	C. tenuifolia	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·
IV	*C. hiascens*	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+
	C. nigricans	·	·	·	·	·	·	0	·	+	·	+	+
	Cornicularia divergens	·	·	·	·	·	·	·	0	+	·	+	+
	C. tenuissima	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·
	Alectoria ochroleuca	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+
	A. nigricans	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	+
	Thamnolia vermicularis	·	·	·	·	0	·	·	0	+	·	+	+
V	*Solorina crocea*	·	·	·	·	·	+	+	0+	+	+	+	+

Примечание. I группа — лишайники более влажных, богатых в почвенном отношении и тенистых мест; II группа — лишайники светлых лесов и березовых криволесий; III группа — лишайники тундр; IV группа — лишайники каменистых тундр и высокогорных пустынь; V группа — лишайники обнаженной почвы; + — напочвенные лишайники; 0 — лишайники замшелых камней; △ — лишайники пней и мертвой древесины.

Здесь растут как обычные напочвенные лишайники, так и ряд специфических видов (например, *Nephroma resupinatum* и *Lobaria verrucosa* на стволах и пнях, *Nephroma parile* на замшелых влажных скалах).

Эпифитные лишайники встречаются на елях, березах (табл. 2) и рябинах. Интересно отметить, что *Cetraria pinastri* в нашем районе растет как на стволах, так и на ветвях деревьев, тогда как в более южных местах (например, в Ленинградской области) она характерна лишь для нижней части древесных стволов и для полукустарничков — багульника, вереска и др. (Савич, 1909). На стволах рябин, кроме обычных эпифитных лишайников, найдена *Lobaria verrucosa*.

ТАБЛИЦА 2

Распределение важнейших кустистых и листоватых эпифитных лишайников на главнейших древесных породах в лесах Хибин

Виды лишайников	В ельниках					В сосняках			В березовом криволесье	
	травяных		кустарничковых							
	на ели	на березе	на ели	на березе	на сосне	на ели	на березе	на сосне	на ели	на березе
Alectoria jubata	к	—	к	—	—	к	к	—	—	—
A. nidulifera	—	—	—	к	к	—	—	к	к	—
A. sarmentosa	—	—	к	к	—	—	—	к	—	—
Usnea dasypoga	—	—	к	—	—	—	—	—	—	—
Parmelia physodes	кс	кс	кс	кс	с	к	кс	кс	к	кс
P. olivacea	—	кс	к	кс	—	—	кс	—	к	кс
Cetraria pinastri	кс	с	кс	с	—	кс	кс	кс	кс	кс
C. scutata	с	—	к	—	—	к	—	к	—	—
Parmelia bitteri	к	—	к	кс	—	—	—	—	к	к
P. sulcata	—	—	к	кс	—	к	кс	—	к	кс
P. vittata	с	—	—	—	—	к	—	—	—	—
Cetraria glauca	кс	—	кс	—	—	—	—	—	—	—
Parmeliopsis ambigua	—	—	с	со	со	кс	с	ксо	с	—
P. hyperopta	—	со	со	со	—	ксо	с	с	со	—
P. pallescens	—	—	—	—	с	—	с	кс	—	—
Nephroma resupinatum	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia fimbriata	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. botrytes	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—
C. pleurota	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. к — лишайники, растущие на кроне; с — лишайники на стволе; о — лишайники, растущие у основания ствола.

К кустарничковым ельникам относятся ельники-вороничники, ельники-черничники и ельники-голубичники. Они произрастают на высоте от 180 до 500 м над ур. м. на дне речных долин и по склонам, в основном южной экспозиции. По сравнению с травяными ельниками они приурочены к местам с более бедными почвами. Кроме ели, здесь растут еще береза и рябина, реже сосна и ольха. Напочвенные лишайники обильны как в видовом, так и в количественном отношении и занимают до 20—30% покрытия. Наиболее распространенными ельниками являются ельники-вороничники и ельники-черничники. Ельники-голубичники встречаются несколько реже, растут на более сырых, с худшим дренажем местах и кое-где заболочены. Напочвенный лишайниковый покров их по видовому составу несколько беднее.

По сравнению с травяными ельниками в кустарничковых ельниках поражает почти полное изменение состава напочвенной лишайниковой флоры. Здесь основное место принадлежит семейству *Cladoniaceae* во главе с подродом *Cladina*, а семейство *Peltigeraceae* отступает на задний план (табл. 1).

В кустарничковых ельниках, как и в травяном ельнике, многие напочвенные лишайники селятся на замшелых камнях, пнях и стволах деревьев. Интересно отметить, что в этих местообитаниях встречаются лишайники, широко распространенные на почве в других типах группировок. В частности, здесь можно встретить такие типичные тундровые лишайники, как *Sphaerophorus globosus* и *Cetraria niva-*

lis.[1] (табл. 1). Кроме напочвенных лишайников, на пнях и стволах встречаются специфичные для этих условий виды: *Cladonia botrytes* и *C. digitata*, а также эпифиты *Cetraria glauca* и *Parmeliopsis hyperopta*, а на замшелых камнях *Cladonia amaurocraea*, *C. furcata*, *C. bellidiflora*, *Stereocaulon coralloides*. На голых камнях обычны *Gyrophora cylindrica*, *G. hyperborea* и *Sphaerophorus fragilis*.

Наибольшее количество эпифитных лишайников (табл. 2) встречается на ели. Более распространенными из них являются *Alectoria jubata*, *Parmelia physodes*, *Cetraria pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*. На стволах берез встречаются в основном те же виды, но *Alectoria jubata* замещается *A. nidulifera*, а *Parmelia olivacea* выходит на первое место по обилию. На стволах рябин найдены *Parmelia physodes*, *P. olivacea*, *P. sulcata*, *Collema furfuraceum*, *Physcia stellaris* (последние 2 вида лишь по одному местонахождению на горе Юкспор). На стволах ольхи растут *Parmelia physodes*, *P. olivacea*, *Cetraria pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*, на можжевельнике — *Cetraria juniperina*, *C. saepincola*, *Nephroma resupinatum* и *Parmeliopsis ambigua*.

Ельник-голубичник района известкового завода, находящийся в чрезвычайно богатых почвенных условиях с повышенной влажностью, отличается очень крупными старыми елями и обилием больших поваленных стволов и старых пней. В результате здесь наблюдается увеличение обилия и обогащение видового состава лишайников, связанных с живыми и мертвыми деревьями. Так, здесь на ветках ели были найдены в довольно значительном количестве *Alectoria sarmentosa* и *Usnea dasypoga* (единственное местонахождение в исследуемом районе). На гнилых стволах и пнях отмечена чрезвычайно пышная обычная для этих условий лишайниковая флора (табл. 1) и, кроме того, ряд специфических видов — *Cladonia botrytes*, *C. carneola*, *C. digitata* и др.

Первичных сосняков в Хибинах сохранилось чрезвычайно мало (долина р. Кунийок, 220—280 м над ур. м.). Кроме сосны в возрасте около 100 лет, здесь встречаются ель, реже береза и ольха. Из-за хорошо развитого травяного и кустарничкового покрова покрытие напочвенных лишайников достигает здесь не более 10%. Это *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, изредка *C. rangiferina* и очень редко *Peltigera aphthosa*.

Как и в предыдущих случаях, напочвенные лишайники поднимаются на замшелые камни, поваленные стволы и пни (табл. 1).

На деревьях лишайников немного. На ветвях сосны, на высоте 15 м, произрастают *Alectoria nidulifera*, *Parmeliopsis pallescens*, *P. ambigua* и *Parmelia physodes*. Ниже в основном на сухих ветках, прибавляется еще *Cetraria scutata*.

На стволах сосен встречаются *Parmeliopsis ambigua*, *P. pallescens*, *Parmelia physodes*, *Cetraria pinastri* и лишь изредка *Parmeliopsis hyperopta*. На произрастающих в лесу молодых елях лишайники располагаются в следующей последовательности: на более верхних ветках *Alectoria jubata*, ниже *Cetraria pinastri*, *C. scutata*, *Parmelia physodes*, *P. sulcata*, *P. vittata*, на самых нижних — *Parmeliopsis ambigua* и *P. hyperopta*.

В нашем районе довольно широко распространены первичные смешанные леса. Примером смешанного елово-березового, несколько измененного беспорядочной рубкой леса может служить лес, расположенный на моренах между озерами Большой и Малый Вудъявр (320—380 м над ур. м.). Тут растут ель, береза, рябина, кое-где ива. Из напочвенных лишайников здесь встречаются: *Peltigera scabrosa*, *P. rufescens*, *P. malacea*, *P. aphthosa*, *P. erumpens*, *Cladonia mitis*, *C. alpestris*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Nephroma arcticum*, *Solorina crocea*, *Cetraria islandica*.

По видовому составу лишайниковый покров смешанного елово-березового леса ближе всего стоит к березовым криволесьям.

На поваленных стволах и старых пнях, кроме обычных для этих местообитаний *Cladonia* (табл. 1), растут: *Parmelia physodes*, *Cetraria pinastri*, *C. glauca*, *C. saepincola*, *Parmelia obscurascens*.

На замшелых каменных глыбах находим группировки, более всего характерные для березовых криволесий. Здесь растут: *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *C. nigricans*, *Stereocaulon evolutum* и целый ряд видов *Cladonia* (табл. 1). На стволах старых берез и елей растут обычные для района эпифитные лишайники.

Смешанные сосново-еловые или елово-сосновые леса имеют в нашем районе небольшое распространение; по характеру лихенофлоры они приближаются к еловым лесам, и мы на них останавливаться не будем.

К первичной растительности относятся переходные болота, встречающиеся обычно небольшими участками среди других лесных группировок, на высоте 140—200 м над ур. м. Здесь растут сосны высотой 5—10 м и мелкие березы. Напочвенные лишайники располагаются только на кочках, это: *Cladonia rangiferina* (иногда с апотециями), *C. alpestris*, *C. mitis*, *C. deformis*, *C. crispata*, *C. cornuta*, *C. pleurota*, *Cetraria islandica* и наиболее влаголюбивая из всех пельтигер *Peltigera polydactyla*. Все лишайники, за исключением *Cladonia rangiferina*, встречаются в очень незначительном количестве.

На упавших стволах и живых деревьях сосен и берез отмечены обычные для этих условий лишайники.

---

[1] Это явление относится не только к еловым лесам. На табл. 1 видно, что кружки и треугольники, обозначающие обитание на замшелых камнях, пнях и поваленных стволах, часто на несколько граф опережают крестики, обозначающие обитание на почве. Т. А. Работнов (1936) объясняет приуроченность напочвенных лишайников к повышениям микрорельефа более кислой на них реакцией почв.

К числу безлесных естественных группировок, расположенных в поясе лесов, относятся верещатники (по Шлякову, 1961) или, как их еще называют, низинные тундры. В нашем районе они располагаются на дне долин озер Большого и Малого Вудъявра, на их озерных отложениях, и по составу лишайниковой флоры имеют много общего с кустарниково-лишайниковыми горными тундрами. Здесь растут: *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, реже *C. rangiferina*, *C. gracilis* var. *chordalis*, *C. uncialis*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*, *P. canina*, *Cetraria islandica*, *C. tenuifolia*, *C. nivalis*.

Влияние деятельности человека в исследуемом нами районе сказывается в обилии вырубок и гарей. На месте вырубок возникают вследствие выборочной рубки березняки, на месте гарей также образуются березняки или постепенно восстанавливается естественная растительность (обычно сосняки).

Вторичные молодые сосняки-ягельники в возрасте 10—20 лет широко распространены в долине р. Кунийок на высоте 220—260 м на месте гарей. Кроме молодой сосны, здесь кое-где попадаются одиночные крупные сосны и ели, много больших пней и участков голой почвы. Лишайниковый покров обычно разрежен, покрытие его достигает 50, реже 80—90%.

Напочвенные лишайники (табл. 1) могут быть разделены на 3 группы: 1) лишайники, имеющие наибольшее распространение в светлых лесах: *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*, *Nephroma arcticum*, *Cladonia gracilis*, *C. uncialis*, *C. verticillata*; 2) лишайники более характерные для тундр:[1] *Cetraria nivalis*, *C. islandica* и 3) группа лишайников, в случае совместного их развития на почве характерная для гарей: *Cladonia deformis*, *C. cornuta*, *C. coccifera*, *C. crispata*, *C. alpicola*, *C. cenotea*. На гнилых пнях к ним присоединяется еще *C. botrytes*. На замшелых камнях, кроме вышеперечисленных напочвенных лишайников, растут еще *C. gracilis* var. *chordalis*, *C. elongata*, *C. degenerans*, *Stereocaulon tomentosum*, *S. denudatum*. На голых камнях попадаются *Gyrophora cylindrica* и *G. hyperborea*.

На ветвях молодых сосен, как правило, нет лишайников. На отдельных крупных соснах, елях и березах имеется обычно характерная для них лишайниковая флора.

Вторичные сосняки-брусничники расположены по песчаным холмам между озером Имандра и склонами западной экспозиции Хибинских гор на высоте 140—240 м над ур. м. Сосняки эти возникли на местах постоянных пожаров, вызываемых близостью железной дороги, и делятся на более сухие и богатые напочвенными лишайниками сосняки холмов и более влажные сосняки понижений. Из-за частых низовых пожаров эти сосняки не пошли по пути развития сосняков-ягельников, которые встречаются здесь лишь незначительными участками. Кроме сосны в возрасте 20—30 лет, тут присутствуют береза и осина.

Напочвенные лишайники встречаются пятнами и иногда очень многочисленны. Здесь имеются почти все виды сосняка-ягельника, но, кроме того, еще растут *Cladonia degenerans*, *C. elongata*, *C. fimbriata*, *C. pyxidata* и *Stereocaulon tomentosum*. На замшелых камнях встречаются эти же виды. На голых камнях растут *Parmelia stygia*, *P. centrifuga*, *Cetraria hepatizon*, *Stereocaulon coralloides*.

На гнилых пнях и древесине отмечены *Cladonia cenotea*, *C. cornuta*, *C. deformis*, *C. mitis*, *C. crispata* и *C. fimbriata*. На соснах лишайники не найдены. На коре осин изредка встречается *Parmelia olivacea*, в одном месте найдена *Physcia aipolia*, на березах — *Parmelia olivacea*, *P. physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, иногда *Parmelia sulcata* и *Parmeliopsis pallescens*.

Влажные участки между холмов занимают заболоченные сосняки. Из лишайников здесь растут *Cladonia crispata*, *C. deformis*, *C. mitis*, очень немного *Stereocaulon paschale* и *Peltigera malacea*.

Вторичные молодые березняки на местах гарей еловых, сосновых и сосново-еловых лесов имеют в нашем районе чрезвычайно широкое распространение. Молодые березки лишены лишайников. На почве развивается очень богатый в видовом и количественном отношении набор почвенных лишайников гарей. Здесь растут *Cladonia deformis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. coccifera* и ряд других (табл. 1). По старым пням и поваленным стволам встречаются многие из этих же видов (табл. 1), но, кроме того, и лишайники-эпифиты: *Parmelia olivacea*, *P. obscurascens*, *P. subobscura* и *Cetraria pinastri*.

На замшелых камнях растут обычные для этих условий виды: *Cladonia alpicola*, *C. cornuta*, *C. crispata* и др. (табл. 1), а также ряд тундровых лишайников: *Sphaerophorus globosus*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*.

На голых камнях встречаются *Stereocaulon denudatum*, *Parmelia stygia*, *Cetraria hepatizon*, *Gyrophora proboscidea*, *G. hyperborea*, *G. erosa*, *Stereocaulon coralloides*, *Parmelia pubescens*, *Cetraria nigricans*.

Вторичные березняки, возникшие на месте вырубок ельника-черничника и травяного ельника встречаются на склонах горы Юкспор на высоте от 360 до 420 м над ур. м. Кроме берез, здесь кое-где встречается подрост ели.

---

[1] Принадлежность вида к тому или другому растительному поясу я определяю по тому, в каком поясе в нашем районе он больше всего распространен и где достигает лучшего развития.

Напочвенные лишайники составляют 2—5% покрытия. Это *Nephroma arcticum*, *Cladonia mitis*, *Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica* и некоторые другие (табл. 1). На поваленных стволах и пнях растут *Cladonia cornuta*, *C. crispata*, *C. gracilis* var. *chordalis* и др. (табл. 1). На стволах берез растут обычные эпифитные лишайники: *Parmelia olivacea*, *P. physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta* и др.

II. Пояс березовых криволесий

Пояс березовых криволесий в исследуемом нами районе простирается на высотах от 300 до 600 м над ур. м., причем на склонах южных и западных экспозиций он наиболее широк и поднимается выше по склону (до высоты 600 м), а на склонах северной и в меньшей степени восточной экспозиции он гораздо у́же и доходит лишь до высоты 400—440 м над ур. м. По-видимому, это явление связано с направлением господствующих северных и северо-восточных ветров, которые снижают границу тундрового пояса. Растительность березовых криволесий носит первичный характер. По Шлякову (1961), формация березового криволесья в Хибинах представлена целым рядом группировок. Однако в связи с тем, что лишайниковая флора их однообразна, мы рассматриваем березовые криволесья как единое целое. Покрытие напочвенных лишайников колеблется от 2—5 до 30—40%. Главнейшими напочвенными лишайниками являются *Cladonia mitis*, *C. alpestris*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *P. polydactyla*, *Cladonia gracilis* var. *chordalis* и ряд других лесных лишайников (табл. 1, группы I и II), а также типичные тундровые виды: *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Sphaerophorus globosus* (табл. 1, группа III).

Специфичных для березового криволесья напочвенных лишайников (если не считать очень широко распространенную именно здесь *Peltigera erumpens*) нет.

ТАБЛИЦА 3

Распространение наиболее характерных кустистых и листоватых лишайников, живущих на голых камнях в различных растительных поясах Хибин

Виды лишайников	Пояс лесов, 140—500 м	Пояс березовых криволесий, 300—600 м	Пояс тундр			Высокогорные пустыни, 800—1100 м
			собственно-горные тундры, 450—900 м	каменистые горные тундры, 700—920 м	крупно-каменные осыпи, 500—1000 м	
Gyrophora polyphylla	1	—	—	—	—	—
Parmelia fraudans	2	—	—	—	—	—
P. saxatilis	3	3	—	—	—	—
Stereocaulon coralloides	3	3	2	—	—	—
Gyrophora cylindrica	3	4	5	5	4	4
G. erosa	2	4	5	5	4	3
G. hyperborea	3	4	5	5	5	4
G. proboscidea	3	4	5	5	5	4
Parmelia stygia	3	4	5	5	5	4
Cetraria hepatizon	2	3	5	5	5	4
Sphaerophorus fragilis	2	3	2	2	4	3
Stereocaulon denudatum	2	3	4	4	4	4
Gyrophora deusta	3	3	2	3	3	3
Parmelia centrifuga	2	3	4	3	3	
P. pubescens	1	2	3	5	4	4
Cetraria fahlunensis	—	2	4	4	4	3
C. nigricans	2	3	3	4	4	2
Cornicularia odontella	—	3	—	—	3	2
Stereocaulon fastigiatum	—	2	3	4	3	4
Gyrophora vellea	—	2	2	2	2	—
G. hirsuta	—	2	2	2	2	—
G. cylindrica var. *delisei*	—	—	2	2	2	—
G. arctica	—	—	1	3	3	—
G. rigida	—	—	—	2	3	2

Примечание. Цифрами обозначена встречаемость лишайников в районе в целом: 1 — нахождение единичное, 2 — встречается редко, 3 — встречается иногда, 4 — часто, 5 — очень часто, повсеместно. Расположение видов соответствует их распределению по поясам, начиная от лесного пояса до пояса высокогорной пустыни.

На замшелых камнях встречаются многие из вышеперечисленных напочвенных лишайников, а кроме того, целый ряд видов, в том числе и тундровых, как *Cornicularia divergens*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia elongata* и др. (табл. 1). Из приведенных списков мы видим, что в березовом криволесье, хотя и преобладают лесные лишайники, сильно увеличивается количество тундровых видов (*Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon denudatum*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*) и даже появляется широко распространенный в высокогорных пустынях лишайник *Cornicularia divergens*.

На почти голых камнях наблюдается резкое увеличение количества видов и их обилия. Здесь часто встречаются *Gyrophora cylindrica*, *G. erosa*, *G. hyperborea*, *G. proboscidea*, *Cetraria hepatizon*, *Stereocaulon denudatum*, *Sphaerophorus fragilis* и др. (табл. 3, числа указывают обилие того или другого вида). Нельзя не отметить, что количество видов рода *Gyrophora* в березовом криволесье увеличивается в поясе лесов, причем обилие их возрастает.

На стволах берез лишайников обычно немного, это *Parmelia physodes*, *P. sulcata*, *P. olivacea*, *P. bitteri*, причем *P. olivacea*, такой широко распространенный лишайник в нижнем высотном поясе, здесь довольно редок. Изредка встречается *Cetraria pinastri*. Чаще всего (в особенности близ верхней границы криволесья) лишайники на березах вообще отсутствуют. На ели флаговидной формы, низкорослой и часто изогнутой, находим *Alectoria nidulifera*, *Parmelia physodes*, *P. olivacea*, *P. sulcata*, *P. bitteri*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, *Stereocaulon denudatum* var. *umbonatum* f. *capitatum* (единично). На можжевельнике обычны *Cetraria saepincola*, *C. pinastri* и *C. juniperina* f. *viridis*, характерная только для березовых криволесий.

Среди криволесья часто встречаются более или менее замшелые каменные осыпи и россыпи. Они представлены и в нижнем, лесном поясе, но там они обычно бывают скрыты под слоем почвы и густым покровом мхов. В березовом криволесье эти осыпи иногда занимают большие пространства и по характеру своей растительности и обособленности воспринимаются как нечто самостоятельное. Однако состав покрывающих их лишайников совершенно тождествен с лишайниковым покровом отдельных замшелых и голых камней.

III. Пояс горных тундр

Пояс горных тундр располагается на высотах от 450 до 920 м на склонах всех экспозиций и занимает вершины гор, не достигающих по своей высоте 1000 м над ур. м. (горы Юкспор, Хибины). Горные тундры могут быть разделены на собственно горные и каменистые горные тундры, соответствующие щебнево-лишайниковым и щебневым тундрам М. В. и А. А. Корчагиных (1932).

Горные тундры относятся к первичному типу растительного покрова.

Вытаптывание и выпас оленей не изменяет их флористического состава, а только уменьшает массу лишайников и изменяет их количественное соотношение. Кроме того, вследствие нарушения растительного покрова наблюдается постепенное увеличение площадей каменистых горных тундр за счет обычных.

Собственно горные тундры в нашем районе весьма разнообразны и представлены целым рядом группировок. На склонах южной и западной экспозиции они располагаются на высоте 450—900 м над ур. м., а на склонах северной и восточной экспозиции на высоте 450—520 м.

Кустарничково-лишайниковая тундра является наиболее распространенной в нашем районе и наиболее интересна в лихенологическом отношении. Моховой покров здесь развит слабо, а лишайниковый может достигать 70—80% покрытия. По характеру лишайникового покрова кустарничково-лишайниковая тундра по Шлякову (1961) делится на кустарничково-кладониевую, кустарничково-цетрариевую и кустарничково-стереокаулоновую, в зависимости от преобладания того или иного рода.

В цетрариевой тундре преобладают *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. islandica*, *C. tenuifolia* и обильны *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans* и виды рода *Cornicularia*. Это группировка более сухолюбивая и поднимается она выше в горы.

В кладониевой тундре преобладают *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, часто обильны *C. gracilis* var. *chordalis*, *C. uncialis*, *C. cornuta*, *C. elongata*, а также *Peltigera malacea*, *P. rufescens* и *P. canina*.

В стереокаулоновой тундре доминирует *Sterecaulon paschale*, который образует здесь сплошной покров, и встречается *S. tomentosum*. Это наиболее влаголюбивая группировка. Кустарничково-центрариевая тундра обычно занимает более высокие и сухие местообитания и по видовому составу тяготеет к следующему, более высокому растительному поясу; кладониевая и стереокаулоновая тундры более влажны (особенно последняя) и тяготеют к поясу лесов. Однако резкой границы между этими тундрами провести нельзя, так как они обладают общим видовым составом лишайников и отличаются только их количеством. По числу видов напочвенных лишайников (50) кустарничково-лишайниковые тундры занимают первое место среди всех описанных нами группировок (см. список основных видов в табл. 1).

На голых камнях встречаются почти все виды, характерные для камней собственно горных тундр, из них 9 видов рода *Gyrophora* (табл. 3), а также *Parmelia encausta* и *P. incurva* (виды, редкие в нашем районе).

Кустарничково-моховые тундры не имеют такого широкого распространения, как кустарничково-лишайниковые тундры, и занимают более влажные местообитания. Они располагаются на высоте 500—900 м над ур. м. по склонам всех экспозиций. Здесь распространены многие из характерных для предыдущих группировок видов напочвенных лишайников (табл. 1), однако покрытие их не превышает 15—20%.

Примером ерниковой тундры может служить участок между горами Поачвумчорр и Кукисвумчорр. Из напочвенных лишайников здесь встречаются *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica*. Покрытие лишайников колеблется от 10 до 30%. На карликовой березке в очень небольшом количестве найдена *Cetraria pinastri*, на можжевельнике — *C. juniperina*, *C. saepincola* и *Parmeliopsis hyperopta*.

Кустарничковая тундра встречается на склонах южной экспозиции гор Юкспор и Вудъяврчорр на высоте 450—750 м над ур. м. Она отличается большой сухостью почвы, следствием чего является недоразвитие мохового и лишайникового покровов (не более 10% покрытия). Несмотря на это количество напочвенных видов довольно значительно. Это в основном широкораспространенные тундровые лишайники, как *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. tenuifolia*, узколопастные формы *C. islandica*, а также виды с более широкой экологической амплитудой: *Stereocaulon paschale*, *Cladonia cornuta*, *Peltigera rufescens*, *P. malacea* и ряд других.

На камнях встречаются *Stereocaulon denudatum*, *S. coralloides*, *Gyrophora proboscidea*, *Parmelia stygia*, *Cetraria hepatizon* и др.

В травяно-кустарничково-моховой тундре, мало распространенной в нашем районе, лишайники занимают 30% покрытия и растут отдельными участками. Это *Stereocaulon paschale*, *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *C. elongata*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*, *Peltigera canina*.

Каменистые горные тундры располагаются обычно выше по склону собственно горных тундр и достигают высоты до 920 м над ур. м., но могут встречаться и ниже, на открытых ветрам местах. Около 30—60% всей площади занимают здесь камни. В нашем районе каменистые тундры представлены тремя типами: каменистая кустарничково-лишайниковая тундра, каменистая лишайниковая (цетрариевая) тундра и каменистая травяно-лишайниковая тундра.

Каменистая кустарничково-лишайниковая тундра располагается по склонам разных экспозиций и на разных высотах, хотя наиболее характерными ее местообитаниями являются верхние части склонов и вершины гор и плато (высота 700—900 м над ур. м.).

На почве между камней произрастают *Cetraria islandica*, *C. tenuifolia*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cornicularia divergens*, *Thamnolia vermicularis*, *Solorina crocea*, а также ряд кладоний: *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, *C. elongata*, *C. amaurocrea* и др. На камнях растут виды рода *Gyrophora*, *Stereocaulon denudatum*, *Parmelia stygia*, *P. pubescens*, *Cetraria hepatizon*, *C. fahlunensis* и др.

Каменистая лишайниковая (цетрариевая) тундра в нашем районе занимает в основном участки на высоте 500—920 м над ур. м., но иногда спускается и ниже по голым и крутым склонам до высоты 350—450 м. Основные ее местонахождения — вершины гор и горных плато в пределах 920 м, а также каменистые и крутые склоны, где она часто перемежается с крупнокаменистыми осыпями.

Из почвенных лишайников здесь растут *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. islandica*, *C. tenuifolia*, *C. hiascens*, *C. nigricans*, *Sphaerophorus globosus*, из кладоний представители подрода *Cladina*: *Cladonia amaurocrea*, *C. gracilis* var. *chordalis* и ряд других лишайников (табл. 1). Необходимо отметить обилие *Solorina crocea*, растущей всегда на обнаженной почве. Здесь же был обнаружен редкий вид *Cetraria capitata*, найденный в СССР только на Новой Земле.

По количеству экземпляров, а местами и по количеству видов, здесь обычно явно преобладают лишайники рода *Cetraria*, поэтому тундры могут быть названы цетрариевыми. Лишь иногда на первое место выходят *Alectoria ochroleuca* и *A. nigricans* (в сильно обдуваемых ветрами и лишенных зимой снежного покрова местах); в таких случаях мы имеем мало распространенные в исследуемом районе алекториевые тундры.

На камнях встречаются представители рода *Stereocaulon*: *S. denudatum* var. *denudatum*, *S. denudatum* var. *depressum*, *S. denudatum* var. *umbonatum*, *S. denudatum* var. *umbonatum* f. *capitatum*, *S. alpinum*, *S. fastigiatum*, а также *Parmelia stygia*, *P. pubescens*, *P. centrifuga*, *Cetraria hepatizon*, *C. fahlunensis*, виды рода *Gyrophora* и др.

Травяно-лишайниковая каменистая тундра распространена на вершинах гор. Примером может служить овсяницево-цетрариевая тундра горы Юкспор, находящаяся на высоте 850—980 м. Благодаря сильному выпасу оленей лишайниковый покров здесь настолько нарушен, что затруднительно судить о его истинном составе. Однако здесь отмечены обычные напочвенные лишайники: *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nivalis*, *Cetraria islandica*, *Cetraria nigricans*, *Stereocaulon alpinum*, *Solorina crocea* и др. На почти голых камнях растут виды родов *Gyrophora*, *Parmelia*, *Cetraria* и *Stereocaulon*, часто встречающиеся в каменистых горных тундрах.

Из приведенных списков (табл. 1) видно, что в каменистых горных тундрах резко снижается количество видов родов *Cladonia* и *Peltigera* и увеличивается количество видов рода *Cetraria*. *Alectoria* и *Cornicularia* также представлены здесь наибольшим в местных условиях количеством видов. Роль этих трех родов в лишайниковом покрове также резко увеличивается. Эта смена состава должна быть объяснена относительной

сухостью холодных каменистых тундровых почв и сильным воздействием ветра и мороза. Здесь на смену видам лишайников с мезоморфным строением слоевища приходят виды с ксероморфными признаками; с нитевидным или лентовидным строением лопастей (лопастями, закручивающимися в трубочку, с иным характером роста в виде шаровидных, часто компактных кустиков). Ту же картину наблюдал и А. А. Еленкин (1901а, 1901б, 1904) на Кавказе, в Крыму и в Саянах. Следуя работам Кильмана (Kihlman, 1890), он различает 3 группы лишайников по степени их выносливости к действию ветров. Наиболее приспособленной является группа *Alectoria*, наименее приспособленной *Cladonia* — *Sphaerophorus*; *Platysma* — *Cetraria* занимает среднее место.

Каменные, в основном крупнокаменные осыпи располагаются на высоте от 500 до 1000 м по склонам всех экспозиций. Нижняя граница их внедряется в пояс лесов и березовых криволесий, верхняя незаметно переходит в высокогорные пустыни. На крупных камнях здесь растут *Stereocaulon denudatum*, *S. fastigiatum*, *Parmelia stygia*, *P. pubescens*, *P. centrifuga*, *Cetraria hepatizon*, представители рода *Gyrophora* и др. (табл. 3). На замшелых участках между камней встречаются обычные тундровые группировки.

Выходы голых скал имеются на всех высотах и экспозициях. Здесь, кроме обычных скальных лишайников, вместе с *Gyrophora erosa*, *G. proboscidea* и *G. cylindrica* были найдены *G. leiocarpa* и *G. crustulosa*, а также *Parmelia minuscula* (гора Вудъяврчорр, 550 м, Ботанический цирк, на отвесной стене, обращенной на северо-запад).

IV. Пояс высокогорных каменистых пустынь или сплошных каменных россыпей

Высокогорные каменистые пустыни в нашем районе располагаются на плато Кукисвумчорр, Ловчорр и горе Вудъяврчорр, на высоте от 820 до 1100 м над ур. м., переходя внизу в каменистые осыпи. На камнях здесь растут *Stereocaulon denudatum* var. *denudatum*, *S. denudatum* var. *umbonatum*, *S. denudatum* var. *umbonatum* f. *digitatum*, *S. fastigiatum*, *Parmelia stygia*, *P. pubescens*, *Cetraria fahlunensis*, ряд видов рода *Gyrophora* и др. (табл. 3). На почве между камней встречаются мелкие участки тундровой растительности. Здесь наблюдается общее сокращение числа видов и количества экземпляров кустистых и листоватых лишайников; сохранность их плохая; среди них преобладают ветровые формы.

Выводы

1. Для напочвенного лишайникового покрова первичных еловых и сосновых лесов Хибинского горного массива характерны представители родов *Peltigera* и *Cladonia*. Однако из-за неблагоприятных условий произрастания (затененности, повышенной влажности, недостаточной аэрации и конкуренции со стороны мхов и сосудистых растений) в этих лесах нет специфичных видов (одна лишь *Peltigera polydactyla* встречает в первичных лесах наиболее благоприятные условия и по сравнению с другими местообитаниями здесь наиболее обильна).

2. Напочвенные лишайники родов *Peltigera* и *Cladonia* достигают в этом районе наибольшего развития во вторичных светлых сосновых, смешанных и березовых лесах, *Peltigera* — в лесах, возникших на месте вырубок, *Cladonia* — на месте гарей.

3. Напочвенные лишайники пояса березовых криволесий в основном представлены лесными лишайниками, видами родов *Cladonia* и *Peltigera* и в меньшей степени представителями рода *Cetraria*, в данных условиях более характерными для тундр.

4. Таким образом, напочвенные лишайники родов *Cladonia* и *Peltigera* могут быть названы лишайниками светлых (редкостойных) лесов.

5. Состав видов напочвенных лишайников гарей (виды рода *Cladonia*) во многом сходен с набором видов лишайников, живущих на гнилой древесине (пни, поваленные стволы) в том же лесном поясе.

6. Флора кустистых и листоватых эпифитов в этом районе очень бедна как в видовом, так и в количественном отношении (14 видов на ели, 11 на березе и 2 вида на осине), причем с подъемом в горы количество видов и их обилие уменьшаются.

7. Наиболее распространенными, типичными для тундр лишайниками в Хибинских горах являются представители рода *Cetraria* (узколопастные формы *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *C. tenuifolia*).

8. Лишайники родов *Alectoria*, *Cornicularia* и *Thamnolia* наиболее пышного развития в Хибинах достигают в каменистых горных тундрах на бесснежных, обдуваемых ветром местах.

9. Лишайники крупнокаменных осыпей и каменистых россыпей представлены в основном видами родов *Gyrophora*, *Stereocaulon*, *Parmelia* и *Cetraria*, причем имеется несколько специфичных видов: *Gyrophora arctica*, *G. rigida*, *Parmelia minuscula*, растущих на самых бесплодных, голых и открытых ветрам местах.

10. Пояс высокогорных пустынь отличается слабым развитием кустистых и листоватых лишайников и некоторым их угнетением.

11. Флора напочвенных лишайников того или иного растительного пояса на замшелых камнях часто бывает обогащена видами, присущими следующему вышерасположенному поясу (лесная — тундровыми видами, тундровая — видами каменистых тундр).

ЛИТЕРАТУРА

Вэй Цзян-чунь. (1962). Лихенофлора Северо-восточной части Карельского перешейка (Ленинградская область). Бот. журн., 6. — Вэй Цзян-чунь (1962). Лишайниковая флора Северо-восточной части Карельского перешейка (Ленинградской области). Диссерт., БИН. — Еленкин А. А. (1901а). Лихенологическая экскурсия на Кавказ в 1899 г. — Еленкин А. А. (1901б). Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе. Проток. СПб. общ. естествоисп., 32. — Еленкин А. А. (1904). Лишайниковые формации в Саянах. Проток. СПб. общ. естеств. исп., 35. — Карта растительности европейской части СССР. (1950). Пояснит. текст под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава. — Корчагина М. В. и А. А. Корчагин. (1932). Растительность Хибинских гор. В кн.: Путеводитель по Хибинским тундрам. — Корчагин А. А., О. Ф. Газе и К. А. Рассадина. (1932). Предварительный отчет ботанических исследований Хибинских тундр. В кн.: Хибинские апатиты, II. — Мишкин Б. А. (1953). Флора Хибинских гор, ее анализ и история. — Определитель низших растений. (1960). 5. Под ред. В. И. Курсанова. — Работнов Т. А. (1936). Экологические наблюдения над лишайниками в южной Якутии. Сов. бот., 6. — Рассадина К. А. (1930). О лишайниках бывшего Петергофского уезда Ленинградской губернии. Тр. Бот. музея АН СССР, 22. — Рассадина К. А. (1936). Лихенологический очерк Байкальских берегов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2. Споровые растения, 3. — Рассадина К. А. (1938). Материалы к флоре лишайников Алтая. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2. Споровые растения, 4. — Савич В. П. (1909). Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстляндской. Тр. СПб. общ. естеств. исп., 50, 2. — Томин М. П. (1937). Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. — Чернов Е. Г. (1953). Карта растительности Кольского полуострова в масштабе 1 : 1 000 000 с пояснительным текстом. Диссерт. Л. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Шляков Р. Н. (1961). Флора листостебельных мхов Хибинских гор. — Frey F. (1933). Rabenhorst's Kryptogamen-Flora in Deutschland, Österreich und der Schweiz, 9, IV. — Kihlman A. O. (1890). Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 6, 3. — Zahlbruckner A. (1930). Catalogus lichenum universalis, VI.

Кольский филиал Академии наук СССР,
Полярно-альпийский ботанический сад,
г. Кировск.

DISTRIBUTION OF RADIATE AND STRATOSE LICHENS IN THE MAIN TYPES OF THE VEGETATIONAL COVER IN THE KHIBINY MOUNTAIN MASSIF

By A. V. Dombrovskaya

SUMMARY

The lichenoflora and the main lichen communities of the different altitudinal vegetation belts in the Khibiny Mts. are characterized in the article. Definite groups of lichens are characteristic of the different ecological conditions and different altitudinal belts. Thus, the representatives of the most mesophytic genera *Peltigera* and *Cladonia*, are characteristic of the forest belt; they are most profuse in the light secondary pine forests and in the mixed forests. In the tundra the first place is gradually occupied by more xerophytic lichens. In the ordinary mountain tundras the most typical species are the representatives of the genus *Cetraria*, while the xeromorphous *Alectoria*, *Cornicularia* and *Thamnolia* occur in the stony tundras, on the wind-blown places, not covered with snow.

The belt of high-mountain deserts is characterized by the depression of even most tolerant rock-inhabiting species. The extreme scarcity of the epiphytic lichenoflora in the Khibiny Mts. is noted.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ

Индекс 581.6 : 61

Т. П. Надежина

О СОДЕРЖАНИИ ГЛИЦИРРИЗИНА В СОЛОДКОВЫХ КОРНЯХ И КОРНЕВИЩАХ

С 1 рисунком

Солодковый или лакричный корень, получаемый обычно от двух видов солодок: *Glycyrrhiza glabra* L. и *G. uralensis* Fisch., — древнейшее лекарственное средство, известное в медицине со времен Плиния и Теофраста. Он сохранил свое место в нашей государственной фармакопее в течение 90 лет во всех ее девяти изданиях и не утратил своего значения до настоящего времени. Солодковый корень применяется как отхаркивающее, исправляющее вкус, обволакивающее средство, как легкое слабительное, а также служит в качестве основы для приготовления пилюль.

Корни солодки входят в состав сложного лакричного порошка («лакрицы») и являются одним из компонентов «грудного чая». Их употребляют также в виде жидкого экстракта и капель. Кроме того, из корней готовят сухие и густые экстракты (Землинский, 1951).

В последние годы было обнаружено, что при приеме внутрь лакрица влияет на водносолевой обмен, подобно очень ценному и дорогостоящему гормональному препарату — дезоксикортикостерону. В связи с этим ее стали употреблять в опытах для лечения язвы желудка, язвы двенадцатиперстной кишки и адиссоновой болезни (Adams, 1953; Schultze, Franke, Keller, 1954; Fortunato, 1955; Kunert, 1955; Youngken, 1956; Simon, Edwards, 1957; Zannotti, 1959; Муравьев и Пономарев, 1959; Ибрагимов, Ибрагимова, 1960, и др.).

Кроме лекарственного значения, солодковый корень имеет широкое применение в различных отраслях промышленности благодаря своим многочисленным ценным качествам (хорошей пенообразующей способности, большому содержанию сахаров, своеобразному вкусу и пр.).

Оценивая качество солодкового корня, многие исследователи (Крейер, 1937; Абдулаев, 1938; Кустова, 1950; Муравьев, 1951, 1953, и др.) обычно определяют содержание в нем экстрактивных веществ, глицирризина, сахаров и др. В последнее время качество корня стали определять по выходу глицирризиновой кислоты, которой приписываются его основные лечебные свойства. Однако до настоящего момента основным и наиболее простым мерилом ценности солодкового корня все еще служит содержание в нем глицирризина, т. е. калиевых и кальциевых солей глицирризиновой кислоты.

Просматривая результаты анализов солодкового корня, происходящего из одних и тех же географических районов, можно заметить, что эти данные расходятся. В свое время на это обстоятельство обратил внимание А. С. Абдулаев (1938), а также А. Х. Кустова (1950). В связи с этим Кустова сочла необходимым изучить динамику накопления глицирризина и экстрактивных веществ в зависимости от времени сбора корней. Она пришла к выводу, что больше всего глицирризина содержится в корнях в осенне-зимнее время, которое считала более выгодным для заготовки корня. Однако другие авторы, занимавшиеся изучением динамики накопления глицирризина в корнях солодки,

придерживаются иного мнения. Так, Г. К. Крейер (1937) и Дрождж (Drozdz, 1956) полагают, что лучшим временем сбора корня следует считать период, предшествующий цветению солодки. И. А. Муравьев (1953) в качестве оптимального срока заготовки корня рекомендует весенний и летний периоды, а временем максимального содержания глицирризина считает июнь—август. Группа грузинских авторов (Гельбахиани и др., 1957) утверждает, что лучшим временем сбора является июнь, так как в это время, по их мнению, содержание глицирризиновой кислоты в корнях доходит до максимума.

Как видно из приведенных данных, единого мнения по затронутому вопросу нет. То же самое имеет место и при анализе товарных образцов солодкового корня. Крейер (1937) считает, что наибольшее количество глицирризина содержится в корнях солодки голой (*G. glabra* L.), а не в корнях солодки уральской (*G. uralensis* Fisch.) и шиповато-железистой (*G. glandulifera* Waldst. et Kit.). По мнению И. А. Муравьева (1953), больше всего экстрактивных веществ и глицирризиновой кислоты находится в корнях и корневищах солодки уральской и меньше всего — в солодке шиповато-железистой. По Муравьеву, в некоторых районах заготовки (Средняя Азия) солодка голая уступает солодке шиповато-железистой.

По данным Г. К. Крейера (1937), корневища солодки содержат меньше действующих начал, чем корни, а по материалам Муравьева (1951), в корневищах находится больше глицирризина, чем в корнях. Естественно, возникает вопрос, — в чем же здесь дело?

При определении глицирризина и экстрактивных веществ указанные выше авторы пользовались одинаковыми методами исследования или их модификациями (Муравьев, 1951, 1953), что они не считали помехой для сравнения результатов анализов. Следовательно, причины различного содержания исследуемых веществ в одинаковых образцах кроются в чем-то ином, что не учитывалось при работе.

В 1958 г., работая в пойме р. Аму-Дарьи среди зарослей солодки голой, где и в настоящий момент производятся заготовки корня Чарджоуским солодковым заводом, мы решили собрать ряд образцов корней и корневищ для сравнительного анализа, с целью выяснить, какие части подземных органов этой солодки содержат максимальные количества глицирризина. Пользуясь обилием разнообразных корней и корневищ на участке, где осуществлялась заготовка корня, мы выбрали: 1) самые толстые корневища, диаметром 2.1—3 см, 2) корневища средней толщины, диаметром 1.1—2 см, и 3) тонкие корневища, диаметром 0.7—1 см. Поскольку материал был разнородный, собранный от корневых систем различных особей солодки, для усреднения результатов анализа мы решили собрать большие (по весу) образцы, а именно — до 1 кг в воздушносухом состоянии. В таком же количестве были собраны образцы корней: крупных (диаметром в области корневой шейки 5.1—8 см), средних (диаметром 2.6—5 см) и тонких (1.5—2.5 см в диаметре). Подсчетом годичных колец на поперечных срезах корней был приблизительно установлен их возраст (табл. 1). В образцы крупных корней нередко попадали только их средние и нижние части, так как верхушки имели возрастную гниль, связанную со старением. Кроме образцов корней и корневищ, были собраны также образцы коры, снятой со средних и толстых корневищ, а также образцы древесины и сердцевины от этих корневищ.

Образцы, высушенные до воздушносухого состояния, подвергались двухкратному размолу, тщательно перемешивались, после чего были взяты пробы по 10 г. Глицирризин определялся методом, предлагаемым и апробированным рядом авторов (Fischer u. Hartwich, 1905; Абдулаев, 1938; Кустова, 1950, и др.), т. е. предварительной аммиачной экстракцией и последующим осаждением глицирризина серной кислотой. Метод был лишь незначительно изменен для удобства работы.

В колбу, объемом 200 см^3, помещали 10 г размолотого в порошок материала, влажность которого предварительно определялась. После этого добавляли 100 см^3 воды (при 30°), 4 см^3 раствора аммиака и производилось встряхивание. Через 2 часа добавлялся 96%-й спирт (до наполнения колбы); колба закрывалась, вновь встряхивалась и оставлялась на 22 часа, после чего производилось фильтрование. Осадок промывался 40%-м спиртом до исчезновения (или слабой желтой) окраски. Фильтрат выпаривали на водяной бане до 1/3 объема и после охлаждения к нему прибавляли 5 см^3 10%-й серной кислоты (для создания кислой реакции). Выделяющийся при этом осадок отфильтровывался и промывался на фильтре водой до тех пор, пока вся кислота не отмывалась (во избежание образования аммонийных солей). Осадок на фильтре растворялся аммиаком. Аммонийная жидкость собиралась во взвешенную чашку, выпаривалась и высушивалась до постоянного веса.

Определение глицирризина было проведено в двухкратной повторности. В табл. 1 приведены усредненные данные анализов.

Просматривая результаты анализов, можно сделать следующие выводы. Во-первых, корневища содержат значительно больше глицирризина, чем корни. Разница колеблется в пределах от 3.5 до 6.5%. Во-вторых, корневища различной толщины по содержанию глицирризина различаются не более, чем на 1.5% (14.39% в толстых корневищах и 15.90% в средних). Ясно выраженной зависимости содержания глицирризина от толщины корневищ нет. В-третьих, в коре корневищ глицирризин со-

ТАБЛИЦА 1

Содержание глицирризина в корнях и корневищах солодки голой (*Glycyrrhiza glabra* L.) в зависимости от их толщины

Анализируемые образцы		Диаметр в сыром состоянии (в см)	Приблизительный возраст корней (в годах)	Содержание глицирризина (в % на абсолютно сухой вес)
Корневища	толстые	2.1—3	—	14.39
	средние	1.1—2	—	15.90
	тонкие	0.7—1	—	15.29
Кора средних и толстых корневищ		2—3	—	13.06
Древесина и сердцевина от этих же корневищ		2—3	—	10.42
Корни	крупные	5.1—8	8—14	10.94
	средние	2.6—5	5—8	9.73
	тонкие	1.5—2.5	3—5	9.42
	двухлетних растений [1]	1—1.5	2	10.22

держится в большем количестве, чем в центральном цилиндре. Разница составляет 2.6%. В-четвертых, содержание глицирризина в крупных, средних и тонких корнях колеблется в пределах 1.5%, причем имеется некоторая тенденция к увеличению содержания глицирризина с возрастом корней. Однако процентное содержание глицирризина в корнях двухлетних растений, выращенных в питомнике, только на 0.7% меньше, чем в старых (крупных) корнях и несколько больше, чем в корнях среднего возраста (средних и тонких).

Проанализированные образцы были собраны нами в одинаковых условиях обитания и в один и тот же период вегетации. По диаметру корней и корневищ они были объединены приблизительно в одинаковые группы по возрасту, причем каждый образец был достаточно велик (около 1 кг воздушносухого веса). Это было сделано для того, чтобы сгладить индивидуальную изменчивость содержания глицирризина в одинаковых частях корневой системы различных растений. Однако вопрос об индивидуальной изменчивости количества глицирризина в подземных органах различных растений изучен не был. В связи с этим было важно проследить содержание глицирризина в различных частях корневой системы солодок параллельно хотя бы у двух растений. Для этой цели мы собрали материал на юге Красноярского края от другого вида солодки, а именно солодки уральской *G. uralensis* Fisch.

Как уже было указано выше, солодка уральская, как и солодка голая, содержит глицирризин в корнях и корневищах. По характеру строения корневой системы оба вида солодок друг от друга ничем не отличаются.

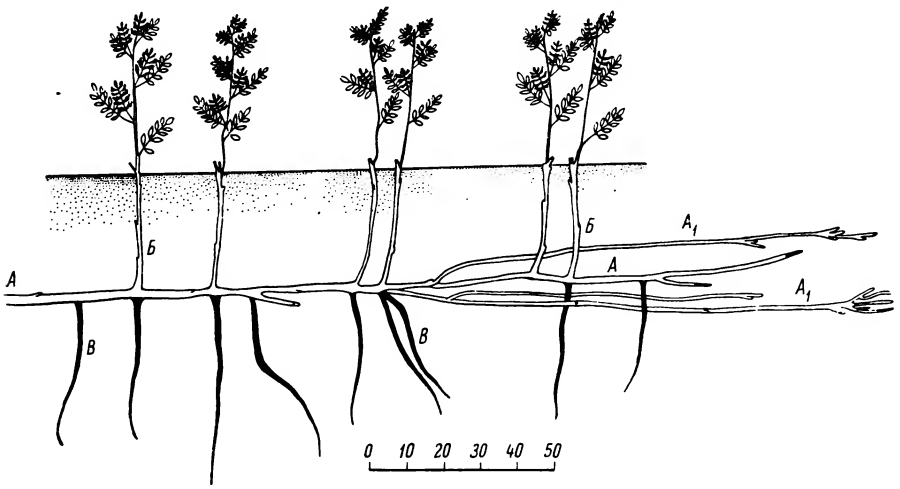
Корневая система взрослых особей обоих видов солодок состоит из главного корня и горизонтальных корневищ, достигающих нескольких метров в длину. От горизонтальных корневищ, имеющих придаточные корни, так же как и от главного корня, отходят вертикальные корневища, выносящие на поверхность зеленые побеги. Длина вертикальных корневищ зависит от глубины залегания горизонтальных корневищ и колеблется обычно от нескольких сантиметров до 1 метра.

Таким образом, из подземных органов растения (корней и корневищ) для химического исследования могут быть выделены следующие части:

[1] Анализировались корни растений, выращенных из семян в питомнике научно-опытного хозяйства «Отрадное» Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Приозерском районе Ленинградской области. Анализы, результаты которых приведены в таблицах 1 и 2, выполнены Г. Н. Юрашевской.

главный корень, основные горизонтальные корневища, придаточные корни горизонтальных корневищ, молодые горизонтальные корневища и их растущие окончания, вертикальные корневища.

В Минусинских степях, на юге Красноярского края, солодка уральская размножается преимущественно вегетативным путем. Найти взрослые экземпляры растений семенного происхождения нам не удалось, а пришлось ограничиться отдельными образцами подземных органов двух растений, разросшихся вегетативным путем. Оба растения были вырыты на одном и том же юго-восточном склоне, среди крупнополынно-ковыльной



Отрезок системы вертикальных и горизонтальных корневищ *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. с придаточными корнями (масштаб в см).

А — основное горизонтальное корневище (многолетнее, коричневатого цвета); $А_1$ — молодые горизонтальные корневища и их растущие окончания («молочные» корневища); *Б* — вертикальные корневища (многолетние, коричневатого цвета); *В* — придаточные корни (многолетние, красноватого цвета).

степи. Как видно из приведенного рисунка, иллюстрирующего строение одной из систем подземных органов, у этих растений имеются все перечисленные выше части, требуемые для анализа, за исключением главного корня, который отсутствует у экземпляров несеменного происхождения. Результаты анализов приведены в табл. 2.

Основной вывод, который можно сделать из этих анализов, состоит в том, что две самостоятельные системы подземных органов, взятые в одинаковых условиях обитания и по строению и возрасту мало отличимые друг от друга, могут разниться по содержанию глицирризина во всех своих основных частях; следовательно, результаты анализа одинаковых

ТАБЛИЦА 2

Содержание глицирризина в корнях и корневищах солодки уральской (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)

Анализируемые образцы	Диаметр в сыром состоянии (в см)	Содержание глицирризина (в % на абсолютно сухой вес)	
		система подземных органов № 1	система подземных органов № 2
Основное горизонтальное корневище	0.8—1	10.14	15.60
Придаточные корни горизонтальных корневищ	0.3—1	9.51	18.41
Молодые горизонтальные корневища и их растущие окончания	0.3—0.6	12.44	19.85
Вертикальные корневища, выносящие стебли	0.7—0.9	10.13	15.25

частей подземных систем нескольких растений (при одинаковых возрасте, фенофазе и условиях обитания), могут значительно отличаться друг от друга.

Из рассмотрения табл. 2 видно также, что, во-первых, различные части одной и той же системы подземных органов не одинаковы по содержанию глицирризина; во-вторых, в обоих сравниваемых системах наиболее богатыми глицирризином частями оказались самые молодые корневища, еще не имеющие опробковевшей корки («белые» или «молочные»), и, в-третьих, что содержание глицирризина в вертикальных корневищах мало отличается от его количества в горизонтальных корневищах.

Таким образом, наши исследования и некоторые данные других авторов (Абдулаев, 1938; Кустова, 1950; Муравьев, 1951, 1953; Drodzdz, 1956, и др.) показывают, что различные части корневой системы солодок голой и уральской неодинаковы по содержанию глицирризина и что при сравнительных анализах его количества (в зависимости от фаз вегетации, возраста, условий обитания и др.) ошибки в опытах могут быть обусловлены сравнением неравноценных образцов (корневищ и корней, корневищ различного возраста, главного и придаточного корней и т. д.). Поэтому необходимо строго следить за тем, чтобы для анализов брались сравнимые части подземных органов солодок, а именно: главные корни анализировались в сравнении с главными же корнями, горизонтальные корневища сравнивались с горизонтальными корневищами и т. д. Кроме того, весьма желательно собирать образцы от возможно большего числа растений, чтобы устранить ошибки, получающиеся за счет индивидуальных колебаний содержания глицирризина у отдельных особей.

В итоге работы мы считаем возможным сделать следующие выводы.

1. При сборе сырья предпочтение должно отдаваться корневищам различного диаметра (от минимального до максимального размеров), а не толстым корням, привлекающим внимание сборщиков своим большим диаметром и весом, так как последние обычно имеют возрастную гниль (связанную со старением) и, кроме того, содержание глицирризина в корневищах, как правило, много выше, чем в корнях.

2. Корневища тоньше установленных стандартов сбора сырья (см. Государственные стандарты лекарственно-технического сырья), в частности «молочные», не должны отбрасываться при сборе, так как именно последние характеризуются максимальным содержанием глицирризина.

3. Корни двухлетних солодок практически уже могут быть источником получения глицирризина, так как содержание последнего в них находится в пределах амплитуды колебаний содержания у корней старшего возраста.

4. Содержание глицирризина в вертикальных корневищах, выносящих стебли на поверхность земли, мало отличается от его содержания в горизонтальных корневищах, в связи с чем они также не должны отбрасываться при сборе сырья.

5. Очистка корня (одно- и двукратная), требуемая при сдаче особо ценного сырья (первый и высший сорта), ведет к понижению содержания глицирризина, так как в этом случае удаляется пробка и часть коры, содержащие больше глицирризина, чем центральный цилиндр.

ЛИТЕРАТУРА

А б д у л а е в А. С. (1938). Исследование состава закавказских солодковых корней. Тр. Хим. и бот. инст. Азерб. ФАН СССР, XI, 5. — Г е л ь б а х и а н и П., М. Т р а п а и д з е, П. Г е л е н ш в и л и, Р. С т и л а д з е. (1957). Содержание глицирризиновой кислоты в корнях лакричника, произрастающего в некоторых районах Грузинской ССР. Тр. Тбилисск. мед. инст., X, ч. 2. — З е м л и н с к и й С. Е. (1951). Лекарственные растения СССР. — И б р а г и м о в Ф., В. И б р а г и м о в а. (1960). Основные лекарственные средства китайской медицины. — К р е й е р Г. К. (1937). О качестве наших солодковых корней. Фармация и фармакопея, 2. — К у-

стова А. Х. (1950). Некоторые биохимические исследования солодкового корня. Изв. Туркм. ФАН СССР, 2. — Муравьев И. А. (1951). Солодковый корень из Ставропольского края и перспективы его применения. Медицинск. промышл. СССР, 5. — Муравьев И. А. (1953). Материалы к изучению солодок СССР. Автореф. диссерт. — Муравьев И. А. и В. Д. Пономарев. (1959). Новое в характеристике солодки и ее препаратов как лекарственных средств. В кн.: Всесоюзн. конф. фармацевтов 3—6 III 1959. Тезисы. М. — Adams A. V. (1953). Pharmacology of liquorice. A newly discovered action. Pharmac. J., 171, 4680. — Drozdz B. (1956). Dynamika gromadzenia sie glycyryzyny w narzadach podziemnych *Glycyrrhiza glabra* L. w okresie rocznej wegetacji. Acta Polon. Pharmac., 5. — Fischer B. u. C. Hartwich. (1905). Hagers Handbuch der pharmaceutischen Praxis, I. — Fortunato F. (1955). Recenti applicazioni terapeutiche della liquirizia. Fitoterapia, 26, 2. — Kunert G. (1955). Über die Behandlung des Ulcus pepticum mit Süscholzsaft. Acta phytotherapia, 2, 3. — Schulze E., K. Franke, N. Keller. (1954). Über die Wirkung von Succus liquiritiae. Deutsch. med. Wochenschr., 79, 17. — Simon W., R. V. Edwards. (1957). *Glycyrrhiza* (licorice) in the treatmen of psychiatric illness. J. Clin. and Exp. psychopathol., 18, 1. — Youngken H. W. (1956). Botany and Medicine. Amer. J. Bot., 43, 10. — Zanotti V. ed A. Zanotti. (1959). Dalla erboristeria all' industria erboristica. Nuove applicazioni fitofarmacoterapeutiche delle piante officinali e dei loro derivati nel decennio 1949—1958. Rivista ital. essenze profumi, piante offic., olii veget., Saponi, XLI, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 I 1963).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Индекс 581.526.45 : 631.175 : (018)

В. Н. Голубев

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ АБСОЛЮТНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА ЛУГОВОЙ СТЕПИ

Выявление абсолютной продуктивности надземной части травянистых сообществ и синузий, равно как и других ценозов, представляет задачу исключительной важности. Ее познание крайне необходимо в углубленных биогеоценотических исследованиях, так как позволяет установить величину растительной массы, участвующей в круговороте веществ. С количеством продуцируемой растительной массы в том или ином биогеоценозе связаны определенные почвенные процессы, развитие животных организмов как почвенных, так и наземных и многое другое.

Изучение абсолютной или полной продуктивности имеет большое значение и в раскрытии общих закономерностей развития растений и растительности (Культиасов, 1953).

При практическом использовании природных растительных ресурсов обычно имеют дело с хозяйственной продуктивностью ценозов (Аболин, 1934), которая, как правило, всегда меньше полной биологической продуктивности. Так, в лесоводстве важнейшим показателем является годичный прирост древесины в лесонасаждениях, в луговодстве — урожай сена за первый и последующие укосы, получаемый с луговых угодий, в пастбищеводстве — валовая величина растительной массы, поедаемая животными за пастбищный сезон. Основная задача при правильной эксплуатации природных растительных богатств заключается в получении максимальной хозяйственно полезной продукции. Полная продуктивность ценозов представляет биологическую основу хозяйственной продуктивности и с этой точки зрения ее изучение имеет несомненный практический интерес.

До последнего времени в геоботанической науке совершенно отсутствовали методы определения полной продуктивности природных фитоценозов как травянистых, так и лесных. В данном отношении особенно велика роль разработки методики изучения полной продуктивности травянистых растений, так как это дает возможность определять абсолютную биологическую урожайность не только самих травянистых ценозов, но и древесных. Дело в том, что методы выявления полной продуктивности собственно древесных растений уже имеются и доступность определения продуктивности травянистого покрова в лесах создало бы предпосылки к изучению биологической урожайности лесного ценоза в целом.

В геоботанических исследованиях травянистых сообществ и синузий широко используется изучение динамики растительной массы с помощью серии последовательных укосов через определенные промежутки времени, например посредством подекадных укосов. Наибольшее значение растительной массы в укосах обычно и принимается за максимальную урожайность ценоза.

Многочисленными биоморфологическими работами установлено, что каждому виду присущи свои особенности в общем ритме развития. Различия наблюдаются в начале вегетации, темпах и сроках образования массы вегетативных органов, в длительности вегетации, в характере отмирания органов. Весьма разнообразна и ритмика развития генеративных органов. Отличия видов проявляются в сроках формирования цветоносных побегов, цветков и их отмирания, в сроках созревания плодов, обсеменения и пр.

Становится очевидным, что наибольшая величина в последовательной серии укосов не может характеризовать абсолютную продуктивность ценоза, так как часть растительных органов или растений к этому времени отмирает и выпадает из сферы учета. Не попадает в учет и вся масса, отрастающая после срока взятия максимального укоса. Вследствие разновременности созревания обычно теряется и большая часть плодов и семян.

Абсолютная продуктивность травянистого растения в его надземной части, как и деревянистого, измеряется той растительной массой, которая продуцируется в течение всего вегетационного периода. Чтобы определить абсолютную продуктивность цветко-

вого травянистого растения, надо учесть массу всех развившихся у него листьев, стеблей, цветоносных побегов, цветков и плодов с семенами. Абсолютная продуктивность (или урожайность) надземной части травянистых ценозов и синузий, естественно, представляет сумму абсолютной продуктивности особей всех видов, входящих в их состав, отнесенную к единице площади.

В недавно опубликованной статье В. Б. Сочавы, В. В. Липатовой и А. А. Горшковой (1962) подробно проанализировано состояние вопроса об изучении полной продуктивности надземной части травяного покрова. Во-первых, подтверждается, что в практике геоботанических исследований совершенно отсутствуют методы определения полной продуктивности и, во-вторых, отмечается исключительная ценность получения данных о полной продуктивности различных травянистых ценозов из разных зон для теоретических обобщений и в хозяйстве человека. Авторы указанной статьи впервые предлагают обоснованный метод учета полной продуктивности надземной части травянистого покрова. Объектами изучения послужили дерновиннозлаково-пижмовая и другие степные ассоциации, а также травяной покров редкостойных дубрав в области Верхнего Амура и в Восточном Забайкалье.

Рассмотрим кратко существо предложенного метода учета полной продуктивности травостоя, названного «методом моделей». В каждой ассоциации выбирается типичный участок площадью в 10 м². Это — «модель ассоциации». На трехметровых квадратах, наиболее сходных по растительности с «моделью», обычным способом берутся подекадные укосы. В каждом укосе растения взвешиваются по видам, а в пределах каждого вида определяется число особей. Таким способом выявляется сезонная динамика растительной массы вообще и для каждого вида в отдельности. Максимальное значение массы того или иного вида в серии укосов принимается за его полную продуктивность. На основе сопоставления полной продуктивности отдельных видов и количества их особей на учетных площадках, а также количества особей тех же видов на модельном участке ассоциации путем соответствующего расчета определяется полная продуктивность надземной части избранной ассоциации.

В качестве упрощенного варианта нового метода предлагается использование «высчитанной модели».

Из краткого описания метода моделей видно, что он представляет большой шаг вперед по пути выявления полной продуктивности травянистых ценозов и синузий. Вместе с тем следует обратить внимание и на известные погрешности и другие слабые стороны этого метода. Действительно, максимальное значение массы видов в подекадных укосах еще не характеризует строго их полную продуктивность, так как часть листьев и других органов до этого срока отмирает и выпадает из количественного учета, а после этого срока многие виды способны развивать новые органы, масса которых также не учитывается. Особенно это относится к позднелетне-осеннему отрастанию растений. Неблагополучно обстоит и с учетом всей зрелой продукции плодов и семян, масса которых, в переводе на гектар, может быть весьма значительной. Далее, расчет веса одного побега или одной особи, требуемый данным методом, сопряжен с большими трудностями. Ведь каждый вид в ценозе представлен популяцией разновозрастных собей, побеги которых по массе варьируют в самых широких пределах. Поэтому определение продуктивности путем пересчета, исходя из среднего веса побега и количества побегов (или особей) на учетных площадках и модельном участке, всегда будет связано с известными ошибками. Кроме того, в этом методе не находит места учет массы всходов и ювенильных особей. Следует также подчеркнуть, что большая часть операций при работе данным методом должна выполняться высококвалифицированными специалистами.

Особые затруднения в применении рассматриваемого метода возникают при изучении полной продуктивности травянистых сообществ с высокой видовой и экземплярной насыщенностью, примером которых могут служить луговые степи. Так, в Стрелецкой степи,[1] являющейся объектом наших исследований, по подсчетам в 1962 г. на 1 м² приходится от 60 до 87 видов и в среднем от 3 до 7 тысяч побегов (вегетативных разной степени развития и генеративных). Легко представить, сколь сложным и трудоемким делом будет изучение ее полной продуктивности на основе данного метода.

В процессе биоморфологических исследований компонентов растительности Стрелецкой степи нами обоснован и испытан на практике новый метод, создающий предпосылки к определению абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова. В основе предлагаемого метода лежит учет естественно отмирающих органов травянистых растений, т. е. листьев, стеблей, венчиков цветков и т. д., а также созревающих и отделяющихся органов — плодов, семян, вивипарных луковичек и пр. Сбор и учет отмеченных органов производится на пробных площадках в течение всего вегетационного периода, начиная с момента снегосхода и кончая временем установления устойчивых отрицательных температур, когда заметные ростовые процессы заведомо прекращаются. Пробные площадки можно закладывать на любом участке травяного покрова: в типичных условиях, характеризующих избранную ассоциацию, или в отдельных пятнах, микрокомплексах и т. п. Важно лишь, чтобы растительность учетных площадок в процессе наблюдений не повреждалась механическими воздействиями.

[1] Ныне входит в состав Центрально-Черноземного госзаповедника им. проф. В. В. Алехина.

Для этого ширина их не должна превышать 0.5 м, а длина равно как и повторность устанавливаются произвольно, в зависимости от конкретных задач исследования и особенностей травянистых сообществ или травянистой синузии в лесных ценозах.

Указанный метод открывает возможность более или менее точно выявить всю растительную массу (в отмершем состоянии), развивающуюся в вегетационный период на пробных площадях, ибо в конечном итоге эта масса у травянистых растений в течение лета и к концу вегетации отмирает, исключая зеленые органы, уходящие под зиму. Но и эта часть не выпадает из количественного учета, о чем будет сказано ниже.

Наблюдения за перезимовкой растений Стрелецкой степи показали, что более 50% всего видового состава являются летнезелеными растениями, т. е. все их надземные органы до наступления зимы отмирают. Другие виды имеют зеленые зимующие органы — листовые розетки или удлиненные безрозеточные побеги. Их можно назвать зимнезелеными. Зимующие зеленые органы отмирают частью зимой, частью вскоре после снегосхода, либо отмирание растягивается на всю первую половину лета. Луговостепных травянистых растений, у которых перезимовавшие зеленые органы сохранялись бы живыми до следующей зимы, не обнаружено. Таким образом, если на учетных площадках имеются перезимовавшие зеленые органы, частично отмершие в зимний период, то по предложенной методике все они войдут в количественный учет биомассы текущего года, компенсируя недобор той ее части, которая осенью сохраняется зеленой и в живом состоянии уходит под снег. Для этого, однако, необходимо пробные площадки закладывать с осени предыдущего года, освобождая их от мертвых побегов и листьев перед установлением снегового покрова, не нарушая при этом защитных покровов перезимовывающих почек в основании побегов, особенно у дерновинных злаков. Осмотр площадок сразу после стаивания снега дает возможность учесть вес отмерших в зимний период органов. Эту массу следует прибавить ко всей биомассе, собранной за вегетационный период. Полученная таким образом величина и будет соответствовать полной продуктивности надземной части травяного покрова в пределах пробных площадей.

Периодический сбор отмирающих органов, по нашим наблюдениям в Стрелецкой степи, не оказывает какого-либо заметного влияния на процессы нарастания растительной массы, что обусловливает приемлемость и достоверность метода. Конечно, необходимо использовать все меры предосторожности, чтобы во время сбора отмерших органов исключить повреждения живых частей растений, которые бы могли сказаться на росте. Так, отделение отмерших частей с помощью ножниц или пинцета надо производить без захвата живых частей, не следует нарушать мертвые покровы в основании побегов дерновинных злаков, а также напочвенный слой подстилки, играющей существенную роль в экологическом режиме ценоза.

Полное исключение воздействия удаления отмирающих органов разумеется невозможно. Их удаление несколько улучшает режим освещения остающихся вегетативных органов. Вместе с тем полностью исключается переход ветоши в подстилку и последующее ее разложение. Но, во-первых, в текущем году не вся ветошь по крайней мере в Стрелецкой степи разлагается (Семенова-Тян-Шанская, 1960а, 1960б; Семенова-Тян-Шанская и Никольская, 1960). Во-вторых, все указанные отрицательные влияния удаления отмирающих органов очень незначительные и ими можно пренебречь. Далее, некоторые влияния имеют положительное значение в нарастании зеленой массы, в частности улучшение освещения. Таким образом, налицо известная нейтрализация положительных и отрицательных влияний удаления отмирающих органов на развитие травостоя, что сводит возможные погрешности описываемого метода к минимуму. Зато этот метод позволяет учитывать массу как взрослых, так и всех других возрастных категорий в популяциях растений. Кроме того, при достаточно частых обходах пробных площадок удается собрать всю зрелую продукцию плодов и семян и других естественно отделяющихся органов, даже усыхающих венчиков цветков.

Наконец, этот метод допускает самую различную произвольно устанавливаемую дифференциацию в данных по полной продуктивности. В самом деле, исходя из задач исследования, можно определять как общую продуктивность травяного покрова без разделения травостоя на хозяйственные и ботанические группы, так и продуктивность с учетом этих групп (злаки, осоки, бобовые, разнотравье) или по отдельным видам. Сортировка по тем или иным группам осуществляется прямо в поле во время сбора отмирающих органов, для чего заранее заготовляются соответствующие пакеты с надписями или иная тара.

Здесь важно подчеркнуть, что полученные в результате подобного учета данные по урожайности являются абсолютными, не связанными с предварительными пересчетами.

Во избежание недоразумений необходимо отметить, что наш метод применим к изучению полной продуктивности лишь т р а в я н и с т ы х сообществ и синузий и непригоден для определения полной урожайности, например, сообществ с господством полукустарников и полукустарничков, в особенности характерных для полупустынной и пустынной зон. Травянистые растения как жизненная форма тем и отличаются, что в каком бы возрастном состоянии они ни находились, все их надземные органы, образовавшиеся в текущем году, отмирают еще до наступления зимы, и только очень незначительная по весу часть (лишь у зимнезеленых растений) уходит под зиму в зеленом состоянии. Это обстоятельство и составляет теоретическую основу метода, в правомерности которой не может быть никаких сомнений, ибо это противоречило бы фактам из

биологии травянистых растений. У всходов, ювенильных, стареющих особей или иных возрастных категорий травянистых растений при любых погодных условиях вся масса надземных органов, развившаяся в текущем году, целиком отмирает, за исключением зеленых зимующих органов (у зимнезеленых растений), отмирающих в следующий вегетационный период. Конечно, эта особенность присуща только растениям умеренно-холодных областей, где наблюдается сезонный ритм жизнедеятельности. На основании этих фактов можно утверждать, что в травянистых сообществах за год отмирает ровно столько растительной массы, сколько ее нарастает (с поправкой на массу зеленых зимующих органов, которая также учитывается).[1]

К недостаткам описываемого метода следует отнести в первую очередь то, что продуктивность здесь выражается в цифрах сухого веса растительной массы. Данные о продуктивности сырой массы этим методом получить нельзя. Но в такого рода данных обычно нет особой необходимости.

Более существенным моментом в оценке достоверности нашего метода является вопрос, можно ли отождествлять сухой вес срезаемых органов в зеленом состоянии и сухой вес тех же, но естественно отмирающих органов. Из практики известно, что масса травостоя, скошенного в поздние сроки, когда большая часть побегов отмирает, значительно меньше количества сена, убранного вовремя — в зеленом состоянии. Уменьшение веса надземной массы здесь объясняется тем, что при длительном стоянии нескошенного травостоя происходит разложение и минерализация отмерших частей растений, тем более во влажную и теплую погоду. Поэтому сбор отмерших органов на учетных площадках следует производить не реже одного раза в декаду, а в определенный период вегетации еще чаще. В практике наших исследований полной продуктивности травяного покрова Стрелецкой степи сбор отмерших органов и созревающих плодов и семян проводился ежедневно или через 2—3 дня. При такой методике ни о каком разложении отмирающих органов не может быть и речи, т. е. потери растительной массы вследствие ее минерализации исключены. До минимума сокращаются и потери массы в результате вымывания дождевыми водами минеральных солей из отмирающих органов. Возможен только отток минеральных солей из органов, вступивших в фазу отмирания, но эти соли, очевидно, по весу будут составлять весьма незначительную величину.

Так или иначе, но отождествлять всю продукцию органического вещества, образовавшегося за вегетационный период, с ее величиной у растений в естественно отмершем состоянии нельзя. Это заключение в равной степени касается и учета биомассы по скошенной и высушенной массе органического вещества, который, как известно, будет давать заведомо заниженные величины. Для объективной оценки производительности травянистых сообществ и синузий по нашему методу в будущем необходимо вывести экспериментальным способом поправочный коэффициент, с помощью которого удастся установить разницу между биомассой живого вещества и той же, но естественно отмершей биомассой.

Нахождение поправочного коэффициента требует самостоятельных исследований методического и технического характера, которые имеют более широкое назначение, чем, то, что диктуется потребностями нашего метода. Указанные исследования — дело будущего. В этой связи уместно подчеркнуть, во-первых, что результаты, получаемые нашим методом, имеют значение относительных данных по продуктивности, позволяющих сравнивать различные сообщества (так как допускаемая при этом ошибка одна и та же), и, во-вторых, они и впоследствии не потеряют своей ценности, ибо когда будет найден поправочный коэффициент, эти данные могут служить основанием для вычисления величин абсолютной производительности исследованных ценозов.

Перейдем теперь к изложению конкретных материалов, связанных с нашим исследованием абсолютной продуктивности Стрелецкой степи. Особенности ее растительности освещались в литературе неоднократно (Алехин, 1909; Зозулин, 1955; Дохман, 1956; Афанасьева и Голубев, 1962, и др.), что освобождает нас от необходимости давать их дополнительную характеристику. Укажем лишь, что наблюдения проводились в западной наиболее плакорной части Стрелецкой степи, на участках с сенокосным режимом в непосредственной близости с участками, где велись долголетние наблюдения за динамикой растительной массы А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1960а, 1960б, и др.). По характеру растительности эта часть Стрелецкой степи должна быть отнесена к прямокостровой группе ассоциаций, в которой преобладающая роль (в весовом отношении) принадлежит разнотравью при очень большом, почти равном участии злаков. Значительное место занимают и бобовые.

Исследования проводились в вегетационный период 1962 г., который по метеорологическим условиям был неблагоприятным для продуктивности. Летние месяцы отличались весьма низкими температурами и малым количеством осадков. Запас влаги в почве с осени предыдущего года был очень низким. Все это обусловило незначитель-

[1] Растения, у которых зеленые листья и надземные стебли (одной генерации) живут свыше двух вегетационных периодов, т. е. после перезимовки вегетируют на протяжении всего теплого сезона и вторично уходят под зиму, как правило, не являются травянистыми. Исследования А. П. Хохрякова (1961) показали, что, например, вечнозеленые грушанки, надземные побеги которых сохраняются более двух лет, занимают промежуточную ступень между древесными и травянистыми растениями.

ный урожай травостоя, который в среднем по степи, в укосной массе, составлял от 0.7 до 1 т на га.

Впрочем, дополнительный учет растительной массы, остававшейся после уборки урожая сенокосилками, срезавшими траву на высоте 7—11 см, показал поразительные результаты. В этом приземном слое травостоя, по данным определения на площадках в 0.5 м² в 10-кратной повторности, оказалось 209.6 г/м² сухой растительной массы, или в переводе на 1 га — 2.096 т. При добавлении к этой величине массы подстилки и мха общее количество органического вещества в слое 0—10 см (в среднем) достигает поистине грандиозных размеров — 3.6 т/га. Таким образом, собранный урожай в 1962 г. был в 4 раза меньше той массы, которая оставалась в приземном слое 10 см высоты. Нет сомнения, что подобная картина наблюдается и в другие годы. Более того, рассматриваемая часть урожая надземной массы, по всей вероятности, испытывает меньшие колебания по годам, чем вышерасположенная масса.

Для систематического сбора отмирающих органов, созревающих плодов и семян и других частей растений были выделены 4 пробные площадки размерами 0.5×1 м. Аналогичные или близкие величины и количество пробных площадок (от 2 до 3 м², при 4—6-кратной повторности площадок размером 0.5 м²) использовала и А. М. Семенова-Тян-Шанская (1960а, 1960б) в своих исследованиях динамики растительной массы и разложения мертвого опада. Следует, однако, признать, что повторность, принятая в нашем опыте, очевидно, недостаточна и для получения более достоверных результатов ее надо бы, по-видимому, удвоить. Впрочем, как указывает Семенова-Тян-Шанская, 4—6-кратная повторность при полуметровых площадках вполне удовлетворяет точности, необходимой при такого рода исследованиях в условиях Стрелецкой степи.

Пробные площадки были заложены в разных пятнах растительности (микрокомплексах), что хорошо видно на табл. 1, отображающей состав видов и их обилие на учетных площадках. На них зарегистрирована почти половина всех видов, произрастающих в степи в плакорных условиях.

В непосредственной близости от постоянных пробных площадок брались укосы обычным способом, через каждые полмесяца, с конца мая по октябрь, результаты учета которых сведены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, наибольшая величина растительной массы в последовательных укосах приходится на 12 VI и составляет 206.2 г на 0.5 м² или 412.4 г на 1 м² (4.124 т/га).

Для сбора отмирающих органов и созревающих плодов и семян на постоянных площадках был выделен один рабочий, специально обученный технике сбора и разделения растений по хозяйственно-ботаническим группам (злаки и осоки, бобовые, разнотравье). Опыт показал, что один рабочий при 7-часовом рабочем дне может в наших условиях обрабатывать до 8 пробных площадок в 0.5 м², начиная с момента снегосхода и кончая временем установления отрицательных температур.

Методика закладки пробных площадок, сбора и учета отмирающих и других органов применялась в том виде, как это описано выше. Поэтому мы сразу переходим к результатам, характеризующим абсолютную продуктивность (естественно отмершее вещество плюс зрелая продукция плодов и семян) надземной части травяного покрова Стрелецкой степи в 1962 г. (табл. 3).

Из этой таблицы видно, что в среднем 0.5 м² площади Стрелецкой степи дает урожай надземной массы, равный 298.7 г, или 597.4 г на 1 м², т. е. почти 6 тоннам на га. При этом на отдельных площадках продуктивность достигла 714 г/м². Сопоставляя результаты учета урожая в серии последовательных укосов и новым методом, можно заключить, что в 1962 г. абсолютная продуктивность надземной части растительности Стрелецкой степи превышала наибольшую величину, полученную в укосах, почти в полтора раза. Вместе с тем, если в такой неблагоприятный по метеорологическим условиям и режиму почвенной влаги год, каким был 1962-й, образовалось до 6 т надземной массы с одного га, то в особо благоприятные годы урожай бесспорно значительно больше, достигая при максимальных его значениях не менее 10 т/га (а возможно, и выше). Следует при этом помнить, что цифры урожая, получаемые нашим методом, заведомо ниже реальных, характеризующих истинную биологическую продуктивность травянистых ценозов.

Но вышеприведенным учетом еще не исчерпывается вся органическая масса, продуцируемая фитоценозами луговой степи. Испытанным методом определялась лишь продукция биомассы цветковых растений и не учитывалась масса мха (*Thuidium abietinum*), обычно образующего непочвенный ковер, развивающаяся за вегетационный период.

Анализ вегетативного тела туидиевого мха в условиях Стрелецкой степи показывает, что у него сохраняются участки побегов 3—4-летнего возраста. Однако листья на этих побегах отмирают значительно раньше, оставаясь лишь на прошлогодних побегах. По самым приблизительным подсчетам, заведомо заниженным, масса годичного прироста в 2.5 раза меньше общей массы мха с единицы площади.

В июле 1962 г. в районе опытов по определению абсолютной продуктивности мы заложили 36 площадок по 0.5 м² и произвели учет массы мха с общей площади 18 м². Оказалось, что в среднем на 1 м² приходится 68 г сухого вещества туидиевого мха. Используя поправочный коэффициент (2.5), можно установить, что годовой прирост

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав растений Стрелецкой степи

Виды	Пробные площадки в 0.5 м²			
	I	II	III	IV
	обилие по Друде			
Achillea millefolium	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
Achyrophorus maculatus	ип.	—	—	—
Acinos thymoides	sol.	sol.	—	—
Adonis vernalis	un.	—	sp.	—
Ajuga genevensis	un.	—	—	—
Agropyron intermedium	sp.	—	sp.	—
A. repens	sol.	—	sol.	—
Agrostis syreistschikovii	—	—	sol.	sol.
Anemone silvestris	—	—	—	sp.
Antitoxicum officinale	—	—	sp.	sol.
Arenaria serpyllifolia	sp.	—	—	sol.
A. ucrainica	sp.	sol.	sp.	—
Artemisia austriaca	sol.	—	—	un.
Asperula cynanchica	sol.	—	—	—
A. tinctoria	—	—	sp.	sol.
Berteroa incana	—	un.	—	—
Betonica officinalis	—	—	sol.	—
Bromus inermis	cop.$_1$	sp.	sol.	sp.
B. riparius	cop.$_1$	cop.$_{2-3}$	sp.—cop.$_1$	cop.$_{1-2}$
Bunias orientalis	un.	sol.	sol.	sol.
Campanula bononiensis	sol.	—	—	—
C. persicifolia	—	—	un.	—
Carex humilis	sp.—cop.$_1$	—	sp.	sp.
C. michelii	—	—	sp.	sol.
C. praecox	—	sol.	sol.	—
C. verna	—	—	sol.	sol.
Centaurea scadiosa	un.	—	—	—
Convolvulus arvensis	—	sol.	sol.	—
Cytisus ruthenicus	—	—	—	sol.
Delphinium cuneatum	—	sol.	sol.	sol.
Draba nemorosa	sol.	—	—	—
Dracocephalum rujschiana	—	—	—	sol.
Echium rubrum	—	—	un.	—
Erigeron acer	sol.	—	—	—
Erysimum marschallianum	—	—	un.	—
Euphorbia subtilis	—	—	sol.	—
Falcaria vulgaris	—	—	sp.	sol.
Festuca pratensis	—	sol.	—	—
F. sulcata	sp.	sp.	sp.	cop.$_{1-2}$
Filipendula hexapetala	sol.	cop.$_1$	sp.—cop.$_1$	sp.
Fragaria viridis	sp.	sp.	cop.$_1$	sp.
Galium verum	sp.	sp.	—	sp.
Helictotrichon pubescens	sol.	sol.	sp.	sol.
H. schellianum	un.	sol.	sol.	sol.
Hieracium sp.	—	—	—	sol.
Hypericum perforatum	sp.	sol.	—	—
Iris aphylla	—	sp.	—	—
Knautia arvensis	—	un.	sol.	sol.
Koeleria gracilis	—	sol.	sol.	sol.
Leontodon hispidus	—	sol.	sol.—sp.	—
Leucanthemum vulgare	—	sp.	sol.	—
Libanotis intermedia	—	sol.	sol.	—
Linaria vulgaris	sol.	sol.	—	sol.
Medicago falcata	un.	sp.	sp.	sol.
Melampyrum cristatum	—	—	sol.	—
Myosotis suaveolens	sp.—cop.$_1$	sp.	sp.	sp.
Onobrychis arenaria	sol.	sol.	sp.—cop.$_1$	—
Orobus pannonicus	sp.	—	sol.	sol.
Pedicularis kaufmannii	sp.	sol.	—	—
Picris hieracioides	—	sol.	—	sol.
Phleum phleoides	—	—	sol.	—
Plantago lanceolata	sol.	—	sol.	sol.

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

Виды	Пробные площадки в 0.5 м²			
	I	II	III	IV
	обилие по Друде			
Plantago media	sol.	sp.	—	sol.
Poa angustifolia	cop.$_1$	sp.	cop.$_{1-2}$	sp.
Potentilla argentea	—	sol.	—	—
P. humifusa	sol.	sol.	—	sol.
P. patula	sol.	—	—	sol.
Primula veris	—	sol.	sol.	sol.
Ranunculus polyanthemus	sol.	sol.	—	sol.
Rhinanthus major	sp.	—	—	—
Rumex acetosa	—	—	—	sol.
Salvia pratensis	sp.	sp.	sp.—cop.$_1$	sp.—cop.$_1$
Scorzonera purpurea	sol.	—	sol.	—
Sedum acre	—	—	sol.	—
Senecio integrifolius	—	sol.	—	sol.
Sisymbrium polymorphum	—	un.	—	—
Stachys recta	—	cop.$_1$	sol.—sp.	sp.
Stellaria graminea	sp.—cop.$_1$	sol.	sp.	sol.
Stipa pennata	cop.$_1$	—	sol.	sp.
St. stenophylla	—	sol.	—	sol.
Taraxacum officinale	sol.	—	—	—
Thalictrum minus	sp.	—	sp.	sol.
Thymus marschallianus	sol.	sp.	—	—
Tragopogon orientale	—	—	sol.	—
Trifolium montanum	sp.	—	sol.	sol.
T. pratense	—	sol.	—	—
T. repens	—	—	—	sol.
Trinia multicaulis	—	—	—	sol.
Valeriana rossica	un.	sol.	sol.—sp.	sol.
Veratrum nigrum	—	—	—	sol.
Veronica chamaedrys	sol.	sp.	sp.	sp.
V. prostrata	sol.	sol.	sol.	—
Vicia tenuifolia	—	—	sp.—cop.$_1$	cop.$_{1-2}$
Viola hirta	—	sol.	sol.—sp.	sol.
V. rupestris	sp.	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
Thuidium abietinum	cop.$_2$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$

ТАБЛИЦА 2

Динамика растительной массы (в граммах сухого веса) в косимой степи (площадки 0.5 м². Западная часть Стрелецкой степи Центрально-Черноземного заповедника, 1962 г.)

Номера площадок	Сроки взятия укосов									
	27 V	12 VI	26 VI	11 VII	25 VII	10 VIII	25 VIII	10 IX	25 IX	9 X
I	152.0	200.0	163.0	166.0	173.9	186.6	189.4	146.5	161.5	99.6
II	160.1	191.2	190.9	183.4	214.9	201.4	220.5	148.5	154.5	151.3
III	148.5	216.0	196.2	157.6	168.7	187.5	150.4	141.0	158.5	125.3
IV	164.0	217.5	229.2	203.5	223.9	215.9	150.0	178.5	167.0	137.8
Сумма	624.6	824.7	779.3	710.5	781.4	791.7	710.3	614.5	641.5	514.0
Среднее	156.1	206.2	195.0	177.6	195.3	197.9	177.6	153.6	160.4	128.5

ТАБЛИЦА 3

Абсолютная продуктивность растительности (в естественно отмершем состоянии) в граммах сухого вещества на площадках в 0.5 м². Стрелецкая степь, западная часть, 1962 г.

Хозяйственно-ботанические группы	Номера площадок				Сумма	Среднее
	I	II	III	IV		
Злаки и осоки	140.2	152.5	100.5	112.4	505.6	126.4
Бобовые	6.0	27.0	95.0	44.0	172.0	43.0
Разнотравье	107.0	137.0	161.5	111.6	517.1	129.3
Итого	253.2	316.5	357.0	268.0	1194.7	298.7

массы мха равняется около 30 г на 1 м² или 3 ц на га. Но, повторяем, эта величина годичного прироста явно преуменьшена.

На основании приведенных данных следует признать, что на обследованном участке Стрелецкой степи за вегетационный период образовалось в среднем до 6.3 т/га воздушно-сухого вещества. Принимая во внимание большие колебания метеорологических условий в отдельные годы в зоне центральной лесостепи (Афанасьева и Голубев, 1962), определяющие урожай надземной массы, можно предполагать, что при благоприятных погодных условиях указанная величина абсолютной продуктивности может увеличиваться в 1.5—2 раза. А это значит, что формация луговых степей по производительности, весьма вероятно, не уступает своему антиподу в лесостепи — дубовым лесам.

Еще С. И. Коржинский (1901) писал, что «близ северной границы степной области постоянно чередуются то степные районы, то крупные партии лесов, причем ни в характере субстрата, ни рельефа страны, ни тем более в климатических условиях мы не можем определить причин, почему данный участок занят лесом, а не степью, или наоборот» (стр. 600). Весьма возможно, что эти одинаковые позиции леса и степи в конкурентных взаимоотношениях как раз и объясняются их равными «силами» в продуцировании органического вещества в данных условиях лесостепи. Высказанные соображения пока еще носят в известной степени гипотетический характер, тем не менее исследование взаимоотношений леса и степи под указанным углом зрения безусловно представляет интерес.

Литература

Аболин Р. И. (1934). Выступление на дискуссии «Основные установки и пути развития советской экологии». Сов. бот., 3. — Алехин В. В. (1909). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 40, отд. бот., 1. — Афанасьева Е. А. и В. Н. Голубев. (1962). Почвенно-ботанический очерк Стрелецкой степи. — Дохман Г. И. (1956). Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном государственном заповеднике. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., 3. — Коржинский С. И. (1901). Степи. Энциклопед. словарь Брокгауза и Ефрона, 31 А (62). — Культиасов М. В. (1953). Эколого-исторический метод в интродукции растений. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 15. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960а). Взаимоотношения между живой зеленой массой и мертвыми растительными остатками в луговых и степных сообществах. Журн. общ. биолог., 21, 2. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960б). Динамика накопления и разложения мертвых растительных остатков в лугово-степных ценозах. Бот. журн., 9. — Семенова-Тян-Шанская А. М. и Н. И. Никольская. (1960). Состав и динамика надземной массы травостоев на луговых степях и лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., 6. — Сочава В. Б., В. В. Липатова и А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 4. — Хохряков А. П. (1961). Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Pyrolaceae*. Бот. журн., 3.

Восточно-Сибирский
биологический институт
СО АН СССР,
г. Иркутск.

(Получено 9 XI 1962).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Индекс 581.47 : 581.84 : 582.98

Б. Т. Матиенко

МИКРОКАРПОЛОГИЯ ТЫКВЕННЫХ АНАТОМИЯ ПЛОДОВ БЕШЕНОГО ОГУРЦА И МОМОРДИКИ

С 2 рисунками

В настоящей работе изложены данные об анатомии плодов бешеного огурца и момордики, представляющих часть наших исследований по микрокарпологии сем. Тыквенных. Так как оба представителя относятся к одной трибе *Cucurbiteae*, а также учитывая определенное сходство их плодов в морфологическом отношении, мы описываем их в одной статье.

1. *Ecballium elaterium*(L.) A. Rich.

Бешеный огурец широко известен, так как интересное приспособление его плодов к активному разбрасыванию семян привлекло внимание многих исследователей и любителей природы. Почти во всех учебниках (Веттштейн, 1905; Курсанов и др., 1958, и многие другие), а также в различных научных источниках (Lamarck, 1797; Bischoff, 1830; Бекетов, 1870; Кернер, 1896; Ларионов, 1926; Brouwer, Stählin, 1955; Васильченко, 1957; Левина, 1957; Mc Cann, 1959; Koller, 1959—1960, и др.) описывается столь оригинальный способ диссеминации.

Имеется много работ, в которых объясняется механизм разбрасывания семян на основе осмотических процессов, происходящих в клетках центральной части плода, и участия в диссеминации остальных тканей стенки плода (Dutrochet, 1837; Hildebrand, 1873—1874; Chalon, 1877—1879; Huth, 1890—1891; Roze, 1894; Кернер, 1896; Benecke, Jost, 1923; Guttenberg, 1915; Левина, 1957, и др.). Подробная сводка большинства вышеназванных иностранных работ дана Гармсом (Cogniaux, Harms, 1924). Он приводит данные и объяснения различных авторов, касающиеся механизма автомеханохории плодов бешеного огурца, без их особого критического обобщения. Отсылая читателя к этой сводке, мы считаем, что наиболее понятным является объяснение процесса выбрасывания семян у бешеного огурца, данное Роз и Гуттенбергом. Как вытекает из работ этих авторов, в процессе активного разбрасывания семян участвуют почти все ткани плода, так как развивающееся в центре плода давление по мере его созревания дополняется воздействием способных к сокращению вовнутрь стенок плода (периферических участков перикарпа). Создавшееся напряжение обусловливает выбрасывание семян только после возникновения этих процессов. Семена вылетают через образовавшееся отверстие в районе прикрепления плодоножки. Таким образом, активное разбрасывание семян у плодов бешеного огурца является результатом взаимосвязи и последовательной смены различных структурных и физиологических процессов созревания плода. Таково, на наш взгляд, сжатое объяснение механизма автомеханохории у бешеного огурца.

В вышеуказанных работах, наряду с описанием активного выбрасывания семян, можно найти и отдельные сведения по анатомии околоплодника бешеного огурца, в связи с характеристикой приспособления к этому способу диссеминации. При этом отмечаются гистологические элементы, их изменения в процессе развития плода, а также степень участия различных тканей в процессе диссеминации. Наиболее полное описание анатомической структуры стенок плода приводится в работах Роз и Гуттенберга. Они отмечают в перикарпе: эпидермис с волосками, зеленую зону с проводящими пучками, затем дальше к центру плода более светлую часть паренхимы и т. д. Гильдебранд, Дютроше и другие меньше останавливаются на особенносятх гистоструктуры плода, используя ее исключительно для объяснения автомеханохории.

Морфология тканей околоплодника на примере другого вида — *Ecballium agreste* Reichb. дана в работе Гарсена (Garcin, 1890). Частично описывается околоплодник бешеного огурца в отдельных работах прикладного значения (Braemer, 1893).

Таким образом, в большинстве цитированных работ гистологические элементы перикарпа плода бешеного огурца охарактеризованы не вполне четко. Ткани, составляющие его плод, описаны еще не достаточно полно морфологически, хотя их приспосо-

бительное значение выявлено почти исчерпывающим образом. Нет анатомических рисунков, документирующих все составные части плода, столь необходимые для диагностики.

В нашей работе приводится описание всех тканей околоплодника этого растения.

Для исследования были взяты зрелые плоды с растений, произрастающих на территории Кишиневского ботанического сада. Плоды мы фиксировали в формалине, а затем, по мере надобности, помещали и в другие фиксаторы. Срезы готовили от руки и на микротоме. Окрашивали их гематоксилином по Делафильду, а также применяли комбинированную окраску малахитовым зеленым и конго красным. Срезы, изготовленные с помощью ручной бритвы, обрабатывались хлор-цинк-йодом и флороглюцином с соляной кислотой. Наблюдения велись с помощью микроскопов МБИ-3 и МБС-1. Для зарисовок использовался рисовальный аппарат РА-4 (на уровне рабочего стола).

Плоды бешеного огурца сизо-зеленые, продолговатые или продолговатояйцевидные, щетинистые (Васильченко, 1957). На продольном разрезе плода отчетливо выделяются коровая и центральная части, которые отличаются по цвету и консистенции, а также по ряду других признаков (Berg, 1912; Nysterakis, 1960а, 1960б). Толщина коровой части равна, в среднем: около верхушки 3 мм, в средней части 3—4 мм, а вблизи основания 3 мм (за вычетом длины выростов).

На поперечном срезе, в средней части плода, от периферии по направлению к центру видны следующие ткани (рис. 1): эпидермис; субэпидермальные клетки; слой клеток с утолщенными оболочками, вытянутых в тангентальном направлении; слой тонкостенных клеток, радиально удлиненных; крупноклетная паренхима центральной части плода.

Эпидермис покрывает выросты и промежутки между ними, т. е. всю внешнюю поверхность плода. Снаружи клетки эпидермиса покрыты кутикулой. Эпидермальные клетки несколько вытянуты в тагентальном направлении. В различных участках поверхности плода они варьируют по своей форме, что связано с выполнением ими несколько различных функций на верхушках выростов и в промежутках между ними. Так, клетки кончика выроста имеют коническую форму и крупнее, чем находящиеся в углублении. Их размер уменьшается по мере спуска к основанию выроста. Имеются многоклеточные волоски двух форм — однорядные заостренные и булавовидные. Эти два типа волосков характерны и для плодов бахчевых культур (Матиенко, 1957). Согласно работам Роз и Гуттенберга, в эпидермисе между выростами имеются устьица. Размеры эпидермальных клеток по радиали 30—35 μ, а по тангентали 35—50 μ. Содержимое клеток состоит из протоплазмы, ядра и небольшого количества хлоропластов. Имеются также вакуоли.

Под эпидермисом расположен один или два ряда мелких клеток, переходящих в крупноклетный слой из округлых клеток. Количество хлорофилловых зерен в них сравнительно большое. Оболочки клеток тонкие, целлюлозные. Вакуоли очень развиты. Нам кажется, что отмеченная крупноклетность в субэпидермальном слое не может не иметь определенного значения в карпологическом отношении, тем более, что она характерна и для плода момордики; что же касается значения этого слоя для сокращения стенок по направлению к центру плода, то в этом вопросе мнения различных авторов расходятся.

На границе этого слоя и следующего, расположенного ближе к центру, имеются проводящие пучки, составляющие периферическое кольцо. От них идут ответвления в выросты. Это заставило нас усомниться в правильности названий этих образований, применяющихся при описании плодов бешеного огурца (щетинки, шипы и т. д.). Как мы убедились в результате микроскопического анализа, это не просто эпидермальные или субэпидермальные выросты, а выросты, снабженные проводящими пучками, что усложняет интерпретацию их морфологической природы. Надо полагать, что изучение представителей и других родов тыквенных, плоды которых снабжены выростами, поможет приблизиться к ответу на этот вопрос.

Периферические крупные пучки — биколлатерального типа. Большей частью они размещены в следующем слое клеток. Этот слой заметно отличается от субэпидермального почти во всех отношениях. При рассматривании среза невооруженным глазом данный слой виден как более темная полоска по середине коровой зоны перикарпа. Форма клеток на поперечном срезе овальная, даже продолговатая, вытянутая в тангентальном направлении. Оболочки целлюлозные, значительно утолщенные. Они окрашиваются гематоксилином в фиолетовый цвет. Между клетками имеются межклетники, которые, однако, не уменьшают четкости этого слоя. Стенки клеток снабжены простыми порами с округлыми или овальными просветами. Внутри клеток имеется париетальный слой протоплазмы и ядро с ядрышком. Реже встречаются хлорофилловые зерна. На основе детального микрохимического исследования Гуттенберг обнаружил в оболочках этих клеток преобладание пектиновых веществ. В целом этот слой клеток более отчетливо выделяется по сравнению с тканями остальных слоев.

Четкая выраженность этого слоя, вероятно, не случайна. Организация его, как отмечают некоторые авторы (с которыми мы согласны), находится в прямой связи с приспособлением плодов к активному разбрасыванию семян. Такое кольцо из толстостенных клеток способно выдержать напор со стороны центрального участка, предотвращая разрыв околоплодника до тех пор, пока не образуется отверстие в основании плода, через которое и выбрасываются семена. В то же время, как указано у Дютроше, Роз

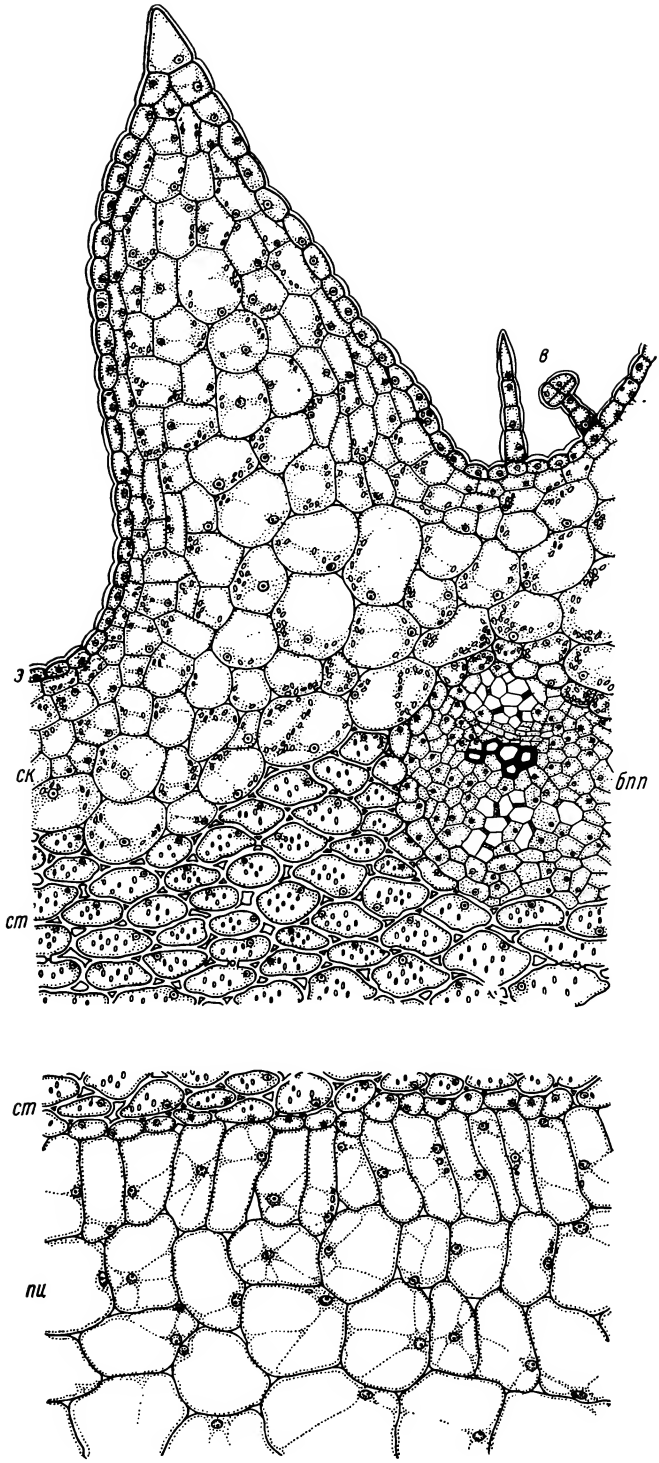


Рис. 1. Участок поперечного среза околоплодника бешеного огурца в средней части плода.

э — эпидермис, покрытый кутикулой; *ск* — субэпидермальные клетки; *ст* — слой толстостенных клеток; *пц* — паренхима центральной зоны плода; *бпп* — биколлатеральный проводящий пучок; *в* — волоски.

и Гуттенберга, благодаря наличию этого слоя стенка плода приобретает способность сокращаться вовнутрь. Если бы эти приспособления отсутствовали, то нельзя было бы представить существующий механизм выбрасывания семян у плодов бешеного огурца, обеспечивающий отлет и прорастание семян на определенном расстоянии от материнского растения. Следовательно, функцию слоя клеток с утолщенными и пористыми оболочками следует расценивать так: это кольцо, препятствующее разрыву плода, а затем, после образования отверстия в его основании, сокращающееся вовнутрь.

К центру от этого слоя, на поперечном срезе, виден постепенный переход в слой клеток с тонкими оболочками. Первые ряды клеток мелкие. Они составляют промежуточный участок. За ними следуют клетки сферической формы центра плода. Размер этих клеток пульпы вокруг семян достигает 300 μ. Вакуоли очень большие, протоплазма расположена постенно и в виде тяжей. Имеются ядро и пластиды.

Особенности клеток центральной зоны (крупные размеры, тонкостенность, сильная вакуолизация и др.) вполне объясняют (в морфологическом отношении) наличие здесь осмотических процессов, порождающих напор, способный произвести сильное давление на стенку плода, а при открывании плода вызвать разбрасывание семян со слизью на несколько метров.

Что касается верхушки плода и его основания, то отличия в строении перикарпа по сравнению с описанной средней частью касаются в основном размеров клеток.

Анатомическая организация в целом и все гистоэлементы околоплодника плода бешеного огурца соответствуют, на наш взгляд, наличию у него автомеханохории.

Остановимся на приспособлении наружных частей околоплодника к обеспечению его прочности. Надо полагать, что наличие выростов, обусловливающих неровность поверхности плода, создает определенную сопротивляемость давлению, распространяющемуся от середины плода через слой толстостенных клеток до его наружной области; однако, по мнению Гуттенберга, основанному на эксперименте, ткани, составляющие периферию стенки плода, не обладают способностью сокращаться и заворачиваться.

Если рассматривать морфологию анатомических элементов околоплодника только в плане приспособления к разбрасыванию семян (являющемуся, очевидно, одним из ведущих факторов его формирования), то все гистоэлементы обнаруживают закономерную связь. Так, центральные клетки мякоти имеют большие размеры, крупные вакуоли с клеточным соком и тонкие целлюлозные оболочки. Имеет значение и то, что в стенке плода крупноклеточность убывает к центру (Дютроше). Все эти черты вполне объясняют развиваемое в околоплоднике давление. Наличие слоя более мелких клеток с толстыми стенками соответствует функции сопротивления и обеспечения прочности стенок плода и их способности сокращаться вовнутрь. Внешняя организация плода, в частности наличие выростов, тоже имеет некоторое приспособительное значение.

Таким образом, несомненна согласованность структуры плода бешеного огурца с его приспособлением к автомеханохории. Однако мы не склонны утверждать, что вся морфология гистоэлементов является результатом только этого приспособления. Должны существовать другие факторы и причины, в свете которых получат объяснение многие черты структуры околоплодника. Более того, мы еще не можем считать окончательным и вполне удовлетворительным вышеупомянутое объяснение анатомии околоплодника с точки зрения диссеминации до тех пор, пока не будем располагать и онтогенетическими данными о развитии плода. Отметим, что Дютроше, Гильдебранд и Роз изучали силу разбрасывания семян у этих плодов различного возраста. Ответ будет получен в результате изучения различных стадий развития плода в основном в прижизненном состоянии.

2. *Momordica charantina* L.

Плоды этого вида момордики были получены нами из оранжереи г. Магдебурга в 1958 г., за что мы очень признательны руководителям этого учреждения. Плоды были почти зрелыми, поскольку ткани, окружающие семена, имели красно-кирпичный цвет. Методика анатомического анализа идентична описанной для плодов бешеного огурца.

Имеется ряд работ, которые посвящены анатомическому строению околоплодника момордики. Работа Ясуда (Yasuda, 1903) содержит много данных о строении плода, охватывая все участки околоплодника. О строении плода момордики наряду с описанием плодов других представителей сем. Тыквенных кратко говорится и в статье Гарсена (Garcin, 1890). Весьма ясно обсуждаются особенности строения мешочка, окружающего семена, и его морфологическая природа в статье Карюэла (Caruel, 1859). О хромопластах плодов момордики пишет Курше (Courchet, 1888). Образование при определенной температуре пигментов в плодах момордики также изучалось (Vogele, 1937).

Имеется обширная литература по морфологии и биохимии плодов и семян, которая почти не затрагивает анатомию плода *Momordica charantina*, а касается всего рода *Momordica* L. (Gaertneri, 1791; Agrawal, Singh, 1957; Dan, 1959, и др.).

Плоды, имевшиеся в нашем распоряжении, имели продолговатую форму с более расширенной частью близ верхушки. Длина плода около 12 см, ширина 3 см. Поверхность плода усыпана выростами различной величины, более крупные выросты нахо-

дятся у его основания. Они располагаются меридиональными рядами, с некоторым отступлением от этой закономерности в отдельных местах.

Плод состоит из коровой части, толщина которой больше у его основания (8 мм с выростом и 5 мм без него) и уменьшается по направлению к верхушке (6 мм в средней части, включая вырост, и 5 мм без выроста; у верхушки коровая зона занимает 5 мм с выростом и 4 мм без него).

Центральная часть плода содержит семена, окруженные мешочками красно-кирпичного цвета. В исследованном плоде мы насчитали до 20 семян.

Околоплодник *Momordica charantina* (рис. 2, *A*) состоит из эпидермиса, субэпидермальных паренхимных клеток, занимающих большой участок, слоя толстостенных клеток, пронизанного проводящими пучками, и паренхимы центральной части, а также и мешочков, содержащих семена.

Эпидермис на поперечном срезе образован одним рядом клеток, которые удлинены в тангентальном направлении, особенно в углублениях между выростами. Однородность клеток эпидермиса по сравнению с бешеным огурцом объясняется более округлыми верхушками выростов. Клетки кожицы покрыты кутикулой, имеющей полоски на поверхности. Ясуда отмечает нечто другое. По его данным, полосатость характерна для кутикулы арбуза, люффы и тыквы, тогда как у остальных изученных им видов (видимо, и у момордики) она гладкая. Возможно, что причина этого расхождения связана с применяемой оптикой.

Наружные стенки клеток более утолщенные, чем остальные. В эпидермальных клетках имеется протоплазма и ядро. Клетки, расположенные на верхушке выростов, более толстостенные, чем клетки в углублениях поверхности плода. К тому же, под эпидермисом верхушек выростов бывает несколько рядов субэпидермальных клеток, сходных с клетками кожицы; покровная функция, по-видимому, сблизила их по форме и строению с эпидермальными клетками. Этого не наблюдается в углублениях между выростами. Клетки эпидермиса имеют 20 μ в ширину и 35—40 μ по длинной оси.

Субэпидермальный слой у момордики очень развит. Он начинается мелкими сферическими клетками и продолжается больше чем до половины коровой части, до слоя клеток с сильно утолщенными оболочками. Наличие этого слоя требует соответствующего толкования сравнительной анатомии плодов тыквенных. Эта зона околоплодника, на наш взгляд, представляет особый интерес в биологическом отношении, так как чаще встречается у плодов с выростами на поверхности. Размеры клеток субэпидермального слоя увеличиваются в радиальном направлении, в сторону центра, доходя у прозенхимных клеток до 500 μ. Форма клеток продолговатая (они вытянуты в радиальном направлении). Уже по соседству с толстостенными клетками их размер внезапно уменьшается, а форма становится сосцевидной. В субэпидермальных клетках, расположенных ближе к поверхности плода, в протоплазме видны хлорофилловые зерна, часто сгруппированные вокруг ядра. В нижележащих клетках их количество значительно меньше. Изредка окрашивание хлор-цинк-йодом позволяло убедиться в наличии крахмальных зерен.

Следующий слой клеток с толстыми целлюлозными оболочками сходен с таковым у бешеного огурца. Клетки его живые. Они содержат протоплазму, ядро, а изредка имеют и крахмальные зерна. Количество рядов клеток доходит до 30, размер их в среднем 50 μ. В пределах этого слоя встречаются проводящие пучки, относящиеся, как и у бешеного огурца, к периферическому кольцу. Пучки полные и неполные. Среди полных имеются коллатеральные и биколлатеральные. К числу неполных относятся флоэмные. От крупных пучков отходят ответвления, направляющиеся в выросты (то же отметил Ясуда), что ставит вопрос о морфологической природе этих образований (как и у бешеного огурца). Сосуды ксилемы имеют спиральные утолщения.

К центру от этого слоя находится участок паренхимных клеток, напоминающих губчатую ткань листа монстеры. Клетки контактируют между собой узкими участками в виде «псевдоподий», между которыми имеются крупные межклеточные пространства. Очень интересно, что в клетках содержатся кристаллы щавелевокислого кальция (то же отметил Ясуда). Согласно Л. И. Джапаридзе (1953), наличие таких кристаллов обусловливается пониженной жизнедеятельностью клеток. Относительно ткани, которая образует мешочек семян, достаточно сказано у Карюэля (Caruel,1859). Согласно описанию этого автора, слой, окружающий семя, в процессе развития плода окрашивается первоначально в желтый цвет, затем в оранжевый, а впоследствии, в период полной зрелости плода, становится темно-красным. Морфологически мешочек дифференцируется полностью в зрелом плоде. Пульпа, окружающая мешочки с семенами, испытывает деструкцию.

Большинство авторов, в том числе и Гертнер (Gaertneri, 1791), считают мешочек ариллусом, в то время как другие, к которым примыкает и Карюэль, рассматривают это образование как производное внутреннего участка перикарпа, предлагая называть его «ариллоидным мешочком».

Мы просмотрели срезы мешочков семян. В их клетках большое количество крахмальных зерен, заполняющих до отказа полости клеток.

Роль этих клеточных включений в тканях, расположенных вокруг семян, ясна. При изменении баланса питательных веществ в клетках мешочка накапливается много крахмала, обеспечивающего питанием зародыш, тогда как остальные клетки пульпы, не имеющие достаточного питания, дегенерируют. На это указывает их пониженная

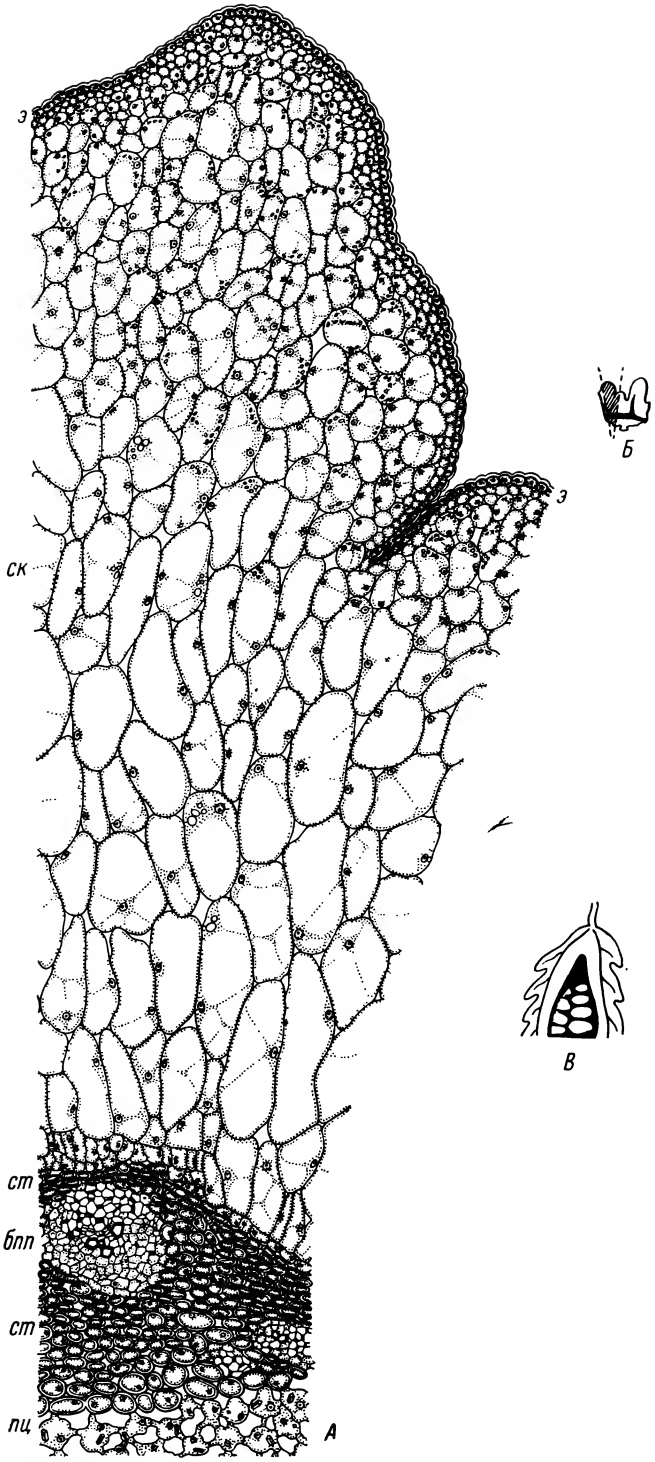


Рис. 2. Околоплодник момордики.

А — участок поперечного среза околоплодника момордики в средней части плода. *э* — эпидермис с кутикулой; *ск* — субэпидермальные клетки; *ст* — слой толстостенных клеток, *бпп* — биколлатеральный проводящий пучок; *пц* — паренхима центральной зоны плода с губчатым характером строения; *Б* — схема участка околоплодника, из которого взят фрагмент, нарисованный в увеличенном виде; *В* — схема продольного среза плода момордики, охватывающая участок от основания до средней части плода.

жизнедеятельность. Пока еще трудно представить роль хромопластов, обусловливающих темно-красный цвет мешочков, так как их морфология требует специального исследования.

Сравнивая анатомическое строение перикарпа плодов бешеного огурца и момордики, наблюдаем их большое структурное сходство. Различия касаются только количественной стороны. Если допустить, что такая идентичность гистоструктуры была обусловлена приспособлением к активному разбрасыванию семян (автомеханохория характерна и для рода *Momordica*, см. Huth, 1890—1891), то легко понять это сходство. Действительно, и у плода бешеного огурца и у момордики поверхность неровная, покрыта выростами с проводящими пучками. Эпидермис однорядный. Субэпидермальный слой состоит из крупных клеток. Они в несколько раз крупнее, чем, например, у культурных тыквенных (арбуз, тыква, люффа и др.). Слой толстостенных клеток также сходен у обоих видов. Сочная паренхима во многом близка по своему строению. Видимо, не без основания причисляли бешеный огурец к роду момордика (*Momordica elaterium* L.).

Только наличие ариллоидного мешочка вокруг семян у момордики и его отсутствие у бешеного огурца отделяют их в структурном отношении.

Таким образом, структурное сходство плодов вышеописанных видов подтверждает принадлежность бешеного огурца и момордики к одной трибе *Cucurbiteae* и указывает на то, что их структурные процессы определяются приспособлением к активному разбрасыванию семян одним и тем же способом.

Литература

Бекетов А. П. (1870). Из жизни природы и людей. — Васильченко И. Т. (1957). Сем. Тыквенные. Флора СССР, 24. — Ветштейн Р. (1905). Руководство по систематике растений, II, ч. 1 и 2. Высшие растения. — Джапаридзе Л. И. (1953). Практикум по микроскопической химии растений. — Кернер А. (1896). Жизнь растений, II. — Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. (1958). Ботаника, I. — Ларионов Д. К. (1926). К вопросу классификации плодов. Зап. маслів. сорт.-насінн. технік. ім. Тімірязева, 1, 1. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Матиенко Б. Т. (1957). Об анатомоморфологической природе цветка и плода тыквенных. Тр. БИНа, сер. VII, 4. — Agrawal J. S., S. P. Singh. (1957). Nucellar polyembryony in *Momordica charantia*. Linn. Sci. a. Culture, 22, 11. — Benecke W., L. Jost. (1923). Pflanzenphysiologie, II. — Berg A. (1912). Activité diastique des divers organes de l'*Ecballium elaterium*; Rôle physiologique de la pulpe entourant les graines. Compt. rend. Acad. Sci., CLIV, 6. — Bischoff G. W. (1830). Handbuch der botanischem Terminologie und Systemkunde, I. — Braemer L. (1893). Sur la localisation des principes actifs dans les Cucurbitacées. Compt. rend. Acad. Sci., CXVII. — Brouwer W., A. Stählin. (1955). Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gärtnerei u. Forstwirtschaft. — Caruel T. (1859). Observations sur la nature et l'origine de la pulpe qui entoure les graines dans certains fruits. Ann. Sci. Nat., bot., sér. 4, XII. — Chalon J. (1877—1879). Structure de la cellule végétale. Bot. Jahresb., V. — Cogniaux A., H. Harms. (1924). *Cucurbitaceae—Cucurbiteae—Cucumerinae*. In Engler: Das Pflanzenreich, IV, 88. — Courchet L. (1888). Recherches sur les chromoleucites. Ann. Sci. Nat., Bot. ser., 7, VII. — Dan N. (1959). Nachweis von β-carotin in *Momordica cochinchinensis*. Naturwissensch., 46, 1. — Dutrochet H. (1837). Mémoires pour servir, à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, I. — Gaertneri J. (1791). De fructibus et seminibus plantarum vol alterum, Tubingae. — Garcin A. G. (1890). Recherches sur l'histogénése se des péricarpes charnus. Ann. Sci., Nat., Bot., sér. 7, XII. — Guttenberg H. (1915). Zur Kenntnis des Spritzmechanismus von *Ecballium elaterium* Rich. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXXIII. — Hildebrand F. (1873—1874). Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Pringsh. Jahrbuch. für wissenschaft. Bot., IX, 11. — Huth E. (1890—1891). Systematishe Uebersicht der Schleuder-Früchte. Monatl. Mittheilung. Gesammtgeb. Naturwissenschaft. (Helios), 13. — Koller D. (1959—1960). Germination. Plants and Gardens, 15, 4. — Lamarck J.-B (1797). Encyclopédie méthodique Botanique, IV. — Mc Cann Ch. (1959). Seed dispersal. Journ. Bombay Natur. Hist. Soc., 56, 2. — Nysterakis F. (1960a) Prolifération, in vitro, d'un tissu du péricarpe d'*Ecballium elaterium* Rich. Compt. rend., Acad. Sci., 250, 10. — Nysterakis F. (1960б). In vitro, les besoins en substances préformées du cambium des tiges d'*Ecballium elaterium* Rich. dépassent ceux de la pulpe des baies. Compt. rend. Acad. Sci., 250, 13. — Roze E. (1894). Le fruit de l'*Ecballium elaterium* Rich. (*Momordica elaterium* L.). Journ. de bot., VII. — Vogele A. C. (1937). Effect of environmental factors upon tne collor of the tomato and the watermelon. Plant physiol., 12, 4. — Yasuda A. (1903). On the comparative Anatomy of the *Cucurbitaceae*, wild and cultivated in Japan. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, XVIII, 4.

Молдавский филиал
Академии наук СССР,
Ботанический сад,
г. Кишинев

(Получено 16 I 1961).

Э. Н. Иванская

Индекс 582.717 : 581.84

СТРОИТЕЛЬНО-МЕХАНИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ КАМНЕЛОМОК

С 1 рисунком

В течение ряда лет нами исследовалось строение растений высокогорий. Этот тип местообитаний, как известно, характеризуется исключительной напряженностью большинства факторов внешней среды (резкая смена температуры воздуха и почвы в течение суток, интенсивная инсоляция и ультрафиолетовое облучение, сильное действие ветров и др.).

Альпийские растения являются излюбленным объектом экологической анатомии. Изучение их дало много для выяснения характера воздействия условий местообитания на структуру растений. Одной из наиболее характерных реакций растений-альпийцев на совокупность факторов внешней среды является их карликовость (так называемая «ковровая растительность»). В выработке этих своеобразных жизненных форм значительную роль играет и ветер, оказывающий на растение интенсивное механическое воздействие.

Роль ветра, как одного из факторов, объясняющих низкорослость растений-альпийцев, недостаточно освещена в литературе. О малой изученности действия ветра, как экологического фактора, пишет Г. И. Поплавская (1948), хотя еще Б. А. Келлер отмечал, что роль ветра в жизни растительности равнинных сухих областей — степей, полупустынь и пустынь — несомненно важна. Действию ветра способствует безграничный простор равнин с их низкорослой растительностью.

Приспособительное значение низкорослости растений в условиях воздействия сильных ветров находит подтверждение в концепции В. Ф. Раздорского (1955). Он отмечает, что для высоких растений по отношению к механическому действию ветра создаются очень неблагоприятные условия, так как более высокие стебли менее гибки, нежели низкие; при данной силе ветра они дают меньший относительный прогиб, а максимальный возможный прогиб их меньше, нежели у низкорослых стеблей в связи с тем, что жесткость органов по отношению к поперечным изгибающим воздействиям возрастает с увеличением их размеров. Сила ветра, действующего на растения, обычно возрастает по мере удаления от поверхности почвы; поэтому увеличение высоты (длины) растений, приспособленных к действию ветра (как фактора, вызывающего изгиб, а при большей интенсивности и излом органов) требует увеличения размеров их поперечных сечений в большей мере, нежели высоты.

Сила ветра с поднятием в горы резко увеличивается. Поэтому на основании концепции Раздорского о тесной зависимости архитектоники растений от механических воздействий среды, низкорослость высокогорных растений в известной степени можно объяснить их приспособленностью к механическому действию ветра.

Влияние различного рода нагрузок (статических и динамических) на расположение механических тканей, обеспечивающих упругую устойчивость растения, интересно проследить, сравнивая виды одного рода; различия между ними в реакциях на условия местообитания имеют место в пределах одного типа структуры (или во всяком случае у близких типов ее).

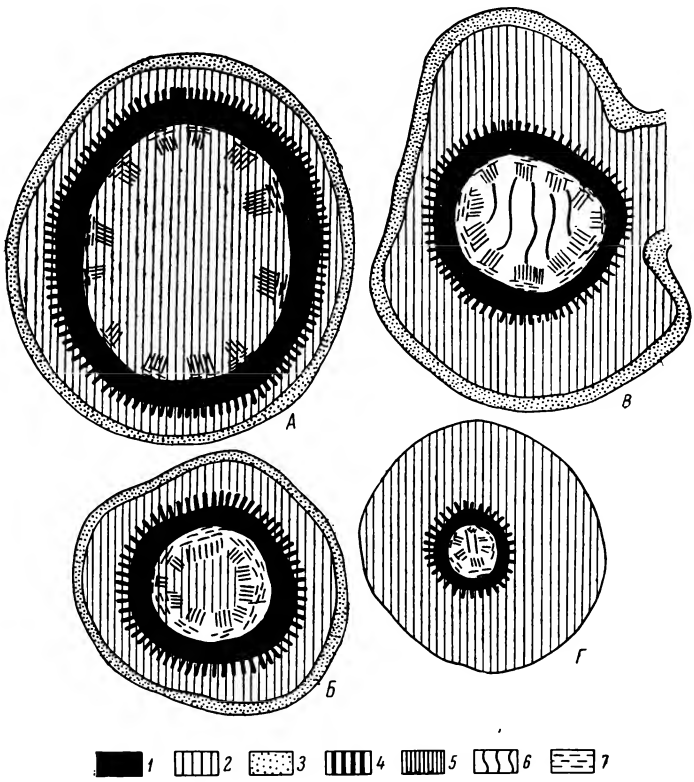
В качестве объектов такого исследования нами были выбраны некоторые виды камнеломок, произрастающих в высокогорьях северного склона Главного Кавказского хребта на высотах 2850—2900 м над ур. м. Для исследования растения собирались во время цветения. Изучение и описание строения производилось на материале, фиксированном 70%-м спиртом. Постоянные препараты приготавливались по общепринятой анатомической методике.

Выбранные нами виды камнеломок обычно произрастают на каменистой почве, в условиях недостаточной увлажненности, в местах, сильно обдуваемых ветром. В связи с особенностями местообитания, требующими обеспечения достаточной упругой устойчивости, у исследуемых камнеломок следовало ожидать значительного развития механических тканей, причем эта особенность должна быть наиболее четко выражена в стеблях, так как «роль стебля главным образом архитектурная» (Тимирязев, 1933).

Все исследованные камнеломки различаются по высоте стебля и (или) его парусности, а следовательно, по характеру механических нагрузок. Тем самым, a priori можно было ожидать различий в анатомическом строении стеблей, особенно в распределении в них механических тканей.

Из изученных видов камнеломка Коленати (*Saxifraga kolenatiana* Rgl.) характеризуется розеткой листьев, сравнительно высоким (до 12 см) и относительно толстым (диаметр в средней части около 2 мм) стеблем, несущим одно соцветие из 10—12 мелких цветков и два-три маленьких и плотно прижатых листа. Поэтому парусная поверхность камнеломки Коленати невелика, а следовательно, ее стебель испытывает в основном статическую нагрузку; он приспосабливается к функционированию по принципу работы балок-колонн, для достижения достаточно упругой устойчивости кото-

рых наиболее рациональным является удаление сопротивляющегося материала на периферию и возможное уменьшение длины органов. Действительно, в стебле этого вида камнеломки (см. рисунок, *А*) наблюдается периферическое расположение тканей прочности — оболочки клеток эпидермального слоя значительно утолщены; субэпидермальный слой и 1—2 глубже лежащих ряда клеток паренхимы коры представляют собой механическую ткань типа колленхимы; оболочки клеток эндодермы и 1—2 ряда прилежащих к ней клеток коры толстостенны; значительную часть стебля занимает сердцевина; проводящие пучки и хорошо развитая перициклическая зона, представленная 5—6 рядами склеренхимных клеток, располагаются в периферической части стебля.



Схемы поперечного разреза стеблей камнеломок.

А — камнеломка Коленати; *Б* — камнеломка усатая; *В* — камнеломка можжевелолистная; *Г* — камнеломка железистая. *1* — склеренхиматическое перициклическое кольцо; *2* — тонкостенная паренхимная ткань; *3* — колленхима; *4* — толстостенная паренхимная ткань, переходящая в склеренхиматическое кольцо (эндодерма и слой из 1—2 прилежащих к ней клеток коры); *5* — ксилема; *6* — тонкостенная рыхлая паренхимная ткань; *7* — флоэма.

Характерные для стеблей этого вида сбежистость и наклонное положение являются важными приспособительными особенностями, так как обусловливают большую устойчивость к ветру сравнительно высокого стебля.

Камнеломка усатая (*S. flagellaris* Willd.) — также типичное розеточное растение с олиственным цветоносным стеблем высотой 7—8 см, несущим 2—4 довольно крупных цветка. Парусная поверхность этого вида по сравнению с его размерами значительна; в этом случае стебель наряду со статической испытывает также значительные динамические нагрузки, а следовательно, наиболее рациональной для него будет конструкция промежуточного типа.

Здесь в стебле (см. рисунок, *Б*) наблюдается приблизительно равномерное распределение тканей, обеспечивающих сопротивление механическим воздействиям, по всему поперечному сечению его. Стенки клеток субэпидермального, а в отдельных местах и глубже лежащих слоев коры, имеют утолщенные оболочки типа колленхимы; клетки эндодермы и 1—2 ряда прилегающих к ней клеток коры имеют толстостенные оболочки; перициклическое кольцо состоит из 5—6 рядов склеренхимных клеток, расположенных в средней части стебля; проводящие пучки значительно сдвинуты к центру стебля; клетки сердцевины плотно прилегают друг к другу.

Камнеломки железистая (*S. adenophora* C. Koch) и можжевелолистная (*S. juniperifolia* Adams) — типичные подушечные растения с очень короткими цветоносными стеблями.

Цветоносный стебель камнеломки можжевелолистной при высоте не более 1 см и диаметре около 2 мм несет чешуйчатые листья, которые незначительно увеличивают общую парусную поверхность растения; поэтому стебель испытывает в основном статическую нагрузку и приспосабливается к работе такого же характера, как у балок-колонн. Напротив, у камнеломки железистой парусная поверхность стебля по сравнению с величиной растений довольно значительна (при высоте не более 1 см и диаметре в 1 мм стебель несет разветвленное соцветие); в связи с этим ее стебель испытывает значительные динамические нагрузки и приспосабливается к работе, свойственной пружине; он характеризуется сосредоточением сопротивляющегося материала в центре, вокруг продольной оси.

В цветоносном стебле камнеломки можжевелолистной (см. рисунок, *В*) ткани, обеспечивающие сопротивление, располагаются по периферии. Оболочки клеток эпидермального слоя значительно утолщены; оболочки клеток субэпидермального слоя и 1—2 глубже лежащих рядов клеток коры имеют утолщения типа колленхимы; эндодерма и 1—2 ряда прилежащих к ней клеток коры имеют утолщенные стенки. Интересно отметить, что у этой камнеломки кора не всех участков стебля имеет одинаковое развитие. В местах образования сидячих листьев кора развита значительно меньше, чем между ними. Особенности развития коры следует объяснить приспособлением к уравновешиванию статической нагрузки. В связи с вышеописанными особенностями развития коры создается впечатление, что зона перицикла (которая в стебле камнеломки можжевелолистной, как и у других исследованных видов, получает значительное развитие) занимает положение, близкое к центральному. Рыхлое расположение клеток сердцевины подтверждает наличие периферической тенденции в распределении тканей, обеспечивающих сопротивление механическим воздействиям. Важной приспособительной особенностью камнеломки можжевелолистной является и небольшая высота цветоносных стеблей.

В стебле камнеломки железистой (см. рисунок, *Г*) отмечается сосредоточение сопротивляющегося материала у продольной оси. Проводящие пучки расположены близко к центру стебля; склерофицирующееся перициклическое кольцо сдвинуто к срединной, нейтральной (по отношению к действующим нагрузкам) плоскости; оболочки клеток эндодермы и 1—2 прилежащих рядов клеток коры толстостенны; сердцевина развита незначительно и клетки ее расположены плотно.

Таким образом, в стеблях четырех исследованных видов камнеломок отмечается рациональное распределение тканей прочности, находящееся в полном соответствии с особенностями внешней морфологии этих растений. Такое строение, очевидно, является наследственным и имеет большое приспособительное значение, так как обеспечивает растению упругую устойчивость при наименьшей затрате строительного материала.

Настоящая работа была начата под руководством и по предложению моего учителя, проф. В. Ф. Раздорского. При ее осуществлении мне оказал помощь советами проф. А. А. Яценко-Хмелевский.

Литература

Поплавская Г. И. (1948). Экология растений. — Раздорский В. Ф. (1955). Архитектоника растений. — Тимирязев К. А. (1933). Соч., V.

Северо-Осетинский государственный
педагогический институт,
г. Орджоникидзе.

(Получено 20 IX 1961).

Индекс 582.79 : 581.48,581.84

А. С. Дариев

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯДОЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

С 4 рисунками

Типы прорастания семян и строение проростков представляют значительный интерес с точки зрения эволюционной морфологии и филогении. Наблюдение за темпами формирования зародыша и характером строения проростка имеет и практическое значение (Кренке, 1933—1935; Мичурин, 1948; Пащенко, 1949). Крупным вкладом в познание онтогенеза и филогенеза высших растений служат работы И. Т. Васильченко (1936, 1938, 1946, 1947) и А. Л. Тахтаджяна (1948, 1954). Эти авторы особое внимание обращают на строение семядолей.

У папоротников и голосеменных листовой след на разрезе является двойным пучком или дугой с четным числом пучков. У покрытосеменных же двойной пучок превращается в одиночный пучок или в дугу с непарным числом пучков. Внешне это изменение выразилось в развитии сильной средней жилки, которая столь характерна для листьев двудольных. Семядоли покрытосеменных в отличие от семядолей голосеменных также характеризуются наличием развитой средней жилки. Однако у семядольного узла наблюдается ретенция древней двойной природы их следа (Sinnott, 1918). Такого же мнения придерживается и Тахтаджян. Подобный же характер распределения проводящих тканей (дифференциация проводящих пучков по древнему типу) имеет место в первые дни развития в гипокотиле и корне. Всем трем органам молодого проростка свойственно распределение проводящих тканей по одному древнему типу, что безусловно представляет собою рекапитуляцию. В раннюю фазу развития проростка нельзя наметить точную границу между стеблем и корнем —их строение однородно, что является показателем примитивности строения. Сохранение у проростка древнего типа строения обеспечивает прямую связь его органов с проводящими тканями (Василевская, 1959).

Что касается внешней формы семядолей, то здесь мнения ученых расходятся. Например Массар (Massar, 1894, цит. по Тахтаджяну, 1948) считает, что семядоли слишком изменчивы, чтобы их форма могла быть истолкована филогенетически, и неудивительно поэтому, что мы не в состоянии найти во внешней форме семядоли какие-либо предковые (анцестральные) признаки. Однако И. Т. Васильченко (1936, 1938, 1946, 1948) наряду с жилкованием придает большое филогенетическое значение и форме семядоли. Он подчеркивает, что семядоли, являясь органами листового происхождения, могут рассматриваться как первые листья, но более или менее сильно метаморфизированные и специализированные с очень давнего времени в отношении отложения, хранения и проведения к растущим частям зародыша запасных питательных веществ, а также в отношении их переработки. Эти функции семядолей вызвали ряд эмбриональных приспособлений: обусловили очень раннюю закладку их (и, частично, первых следующих за ними листьев) и очень раннее развитие. Все это приводит к тому, что восстановить в онтогенезе древнейшие особенности семядолей (как листьев) чрезвычайно трудно.

Основываясь на положении о медленном изменении в ходе эволюции ранних стадий, Васильченко приходит к предположению, что у семядолей и первых листьев есть тенденция к сохранению ряда более или менее древних особенностей; к числу последних с большой определенностью он относит форму семядолей, обнаруживающую постоянство в пределах родов (и даже групп родов). Он пишет: «Однако существует и пестрота формы семядолей внутри родов, как это имеет место, например, в семействах *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae* и некоторых других. В ряде случаев это может быть объяснено просто искусственностью соединения в одном роде видов с различными по форме семядолями (например, *Turgenia* и *Caucalis* среди зонтичных, *Polygonum* и *Fagopyrum* у гречишных). В других случаях при различии формы семядолей внутри родов они являются все же сходными в пределах более или менее крупных внутриродовых группировок (быть может, в объеме секций). . . Во всяком случае форма семядолей в очень многих по крайней мере случаях может служить показателем генетически близких групп растений» (Васильченко, 1938).

Задача настоящей работы сводится к описанию внешнего и внутреннего строения семядолей ряда видов хлопчатника.

Материал и методика

Для исследования семядолей были взяты семена шести видов хлопчатника из коллекции Института генетики и физиологии растений АН УзССР, а именно: *Gossypium hirsutum* L. ssp. *euhirsutum* Mauer, *G. barbadense* L. ssp. *eubarbadense* Mauer, *G. herbaceum* L. ssp. *euherbaceum* Mauer, *G. arboreum* ssp. *nanking* (Meyen) Mauer, *G. trilobum* (Moc. et Sessé ex DC.) Skovsted, *G. davidsonii* Kell. Первые четыре вида — культурные, последние два — дикие. По происхождению все эти виды разделяются на две группы: *G. herbaceum* и *G. arboreum* из Старого света (азиатские) и относятся к подроду *Eugossypium* Tod. ampl. m., а все остальные виды Нового света и принадлежат к подроду *Karpas* Raf. ampl. m. (по системе Мауера, 1954).

Семена первых трех видов как по величине, так и по весу почти не различаются (*G. hirsutum*: длина 9.2 мм, ширина 4.4 мм, вес 100 штук семян 12 г; *G. barbadense*: длина 9 мм, ширина 5 мм, вес 100 штук семян 12.4 г; *G. herbaceum*: длина 8 мм, ширина 5 мм, вес 100 штук семян 12.4 г); семена последних двух диких видов приблизительно в три-четыре раза меньше, чем у первых культурных видов, как по весу, так и по величине (*G. trilobum*: длина 4.5 мм, ширина 3 мм, вес 100 штук семян 2.6 г; *G. davidsonii*: длина 6 мм, ширина 3.5 мм, вес 100 штук семян 3.9 г). Что касается *G. arboreum*, то его семена и по величине и по весу занимают промежуточное положение между первой группой и *G. davidsonii* (длина 7 мм, ширина 4 мм, вес 100 штук семян 7.7 г). Как видно из вышеприведенных данных, наименьший размер и вес имеют семена дикого древовидного вида *G. trilobum*.

Семена всех видов замачивались в воде в течение 24 часов, после чего были посеяны в поле на опытном участке Института генетики и физиологии растений АН УзССР в Ташкенте. Для исследования растения брались в два срока: через 5 суток после посева и после прекращения роста семядолей, т. е. через 25 дней. Растения всех культурных видов через 5 дней чуть заметно пробивают почву, но семядоли еще остаются в кожуре; что касается диких видов, то их семена в это время только начинают наклевываться, семядоли их целиком находятся в кожуре и трудно поддаются распрямлению.

Для изучения жилкования пятидневные семядоли обесцвечивались подогреванием в 20%-м КОН. Эпидермис снимался с их центральной части по сторонам главной жилки. Для поперечных срезов бралась высечка также из этой части семядолей. Количественный учет и измерение размеров эпидермальных клеток произведены обычным способом — путем деления площади определенного участка в поле зрения на количество клеток этого участка.

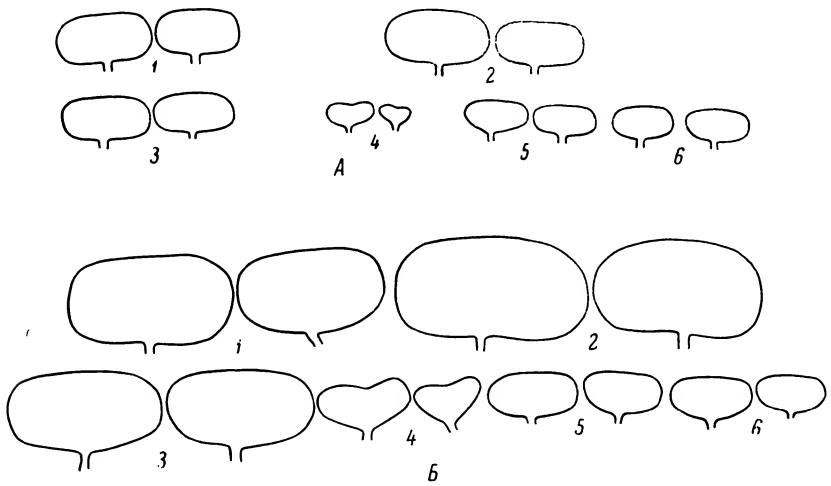


Рис. 1. Семядоли проростков хлопчатника в возрасте пяти (*А*) и двадцатипяти дней (*Б*).

1 — *Gossypium hirsutum* L. ssp. *euhirsutum*; *2* — *G. barbadense* L. ssp. *eubarbadense*; *3* — *G. herbaceum* L. ssp. *euherbaceum*; *4* — *G. triiobum* (Moc. et Sessé ex DC.) Skovsted; *5* — *G. arboreum* L. ssp. *nanking*; *6* — *G. davidsonii* Kell.

Формы и размеры семядолей. Пластинки семядолей всех видов как у пяти-, так и у двадцатипятидневных проростков, за исключением *G. trilobum*, простые, цельнокрайние, слабо почковидные; у *G. trilobum* пластинки цельнокрайние, обратносердцевидные (рис. 1).

По величине семядоли у первых трех культурных видов более или менее одинаковые, у *G. davidsonii* и *G. arboreum* они в 2.5—3.5 раза меньше; наименьший же размер имеют семядоли *G. trilobum* (как у пяти-, так и двадцатипятидневных проростков). Такое соотношение размеров семядолей вполне соответствует величине и весу семян. К концу роста семядолей (к двадцатипятидневному возрасту) площадь их по сравнению с пятидневными увеличивается в 3—3.5 раза (см. таблицу).

Эпидермис. Количество устьиц и других клеток как верхней, так и нижней стороны семядолей у пятидневных проростков всех видов, кроме *G. trilobum*, на единицу площади более или менее одинаково; у *G. trilobum* число их несколько больше. У двадцатипятидневных проростков количество устьиц и других клеток на единицу площади уменьшается в три-три с лишним раза, а средняя площадь одной клетки увеличивается во столько же раз. Таким образом, наблюдается корреляция между увеличением площади пластинки семядоли и площади каждой клетки; площадь клетки увеличивается во столько раз, во сколько возрастает площадь семядоли, а количество устьиц и клеток на единицу площади соответственно уменьшается (см. таблицу). Сопоставление размеров пяти- и двадцатипятидневных семядолей с размерами их клеток убеждает нас в том, что семядоли растут только за счет растяжения клеток.

Сравнивая количественные признаки строения листа и семядоли мы можем подчеркнуть их большое сходство. Так, например, у листа сортов *G. hirsutum* в среднем на 1 мм² площади имеется 600—650 клеток и 100—120 устьиц, а средняя площадь одной клетки равна 1500—1600 μ² (Дариев, 1962), т. е. лист характеризуется почти теми же показателями, что и семядоли двадцатипятидневных проростков (см. таблицу).

В эпидермисе семядолей наклюнувшегося семени всех исследованных видов хорошо видно формирование устьиц и побочных клеток. Некоторые из клеток протодермы делятся на две клетки. Одна из них в свою очередь делится на две равные части; одна из возникших частей делится еще раз и, таким образом, возникают четыре клетки. Из

Таблица показателей элементов семядольного листа у видов *Gossypium*

Виды	Величина площади семядоли (в мм²)	Толщина (в μ)			Эпидермальные клетки						Устьица			
					верхний эпидермис			нижний эпидермис			верхний эпидермис		нижний эпидермис	
					количество		размер	количество		размер	количество		количество	
		пластинки семядоли	палисадной паренхимы	губчатой паренхимы	в поле зрения [1]	на 1 мм²	средняя площадь проекции клетки (в μ²)	в поле зрения [1]	на 1 мм²	средняя площадь проекции клетки (в μ²)	в поле зрения [1]	на 1 мм²	в поле зрения [1]	на 1 мм²
Пятидневные проростки														
G. hirsutum L. ssp. *euhirsutum* Mauer	260	260	48	184	89	2250	450	100	2500	400	12	300	20	500
G. barbadense L. ssp. *eubarbadense* Mauer	300	250	56	164	85	2150	460	100	2500	400	14	330	19	470
G. herbaceum L. ssp. *euherbaceum* Mauer	210	240	48	160	89	2250	450	100	2500	400	14	330	14	330
G. arboreum L. ssp. *nanking* (Meyen) Mauer	96	160	35	95	90	2250	450	110	2750	360	15	350	17	380
G. trilobum (Moc. et Sessé ex DC.) Skovsted	65	148	24	88	100	2500	400	120	3000	330	22	550	25	620
G. davidsonii Kell	100	150	30	80	100	2500	400	100	2500	400	17	425	19	475
Двадцатипятидневные проростки														
G. hirsutum L. ssp. *euhirsutum* Mauer	840	320	80	195	25	620	1600	32	800	1250	4	100	6	150
G. barbadense L. ssp. *eubarbadense* Mauer	1200	300	74	173	23	580	1750	30	750	1300	4	100	6	150
G. herbaceum L. ssp. *euherbaceum* Mauer	800	280	70	175	25	620	1600	31	750	1300	4	100	5	120
G. arboreum L. ssp. *nanking* (Meyen) Mauer	330	260	70	170	26	650	1500	32	800	1250	4	100	5	120
G. trilobum (Moc. et Sessé ex DC.) Skovsted	280	290	115	125	30	750	1300	36	900	1100	6	150	7	180
G. davidsonii Kell	300	265	75	90	30	750	1300	31	750	1300	5	120	6	150

[1] Увеличение 7×40.

двух последних клеток одна делится продольно, образуя две, которые превращаются в замыкающие клетки устьица, а остальные три клетки становятся побочными (рис. 2). У Е. А. Мокеевой (1960) приведен рисунок, показывающий образование устьичного аппарата на листе *G. hirsutum*, которое носит тот же характер, что и у семядолей исследованных нами видов.

Строение семядолей на поперечном срезе. Анатомическое строение семядолей в основном такое же, как и у настоящих листьев: мезофилл

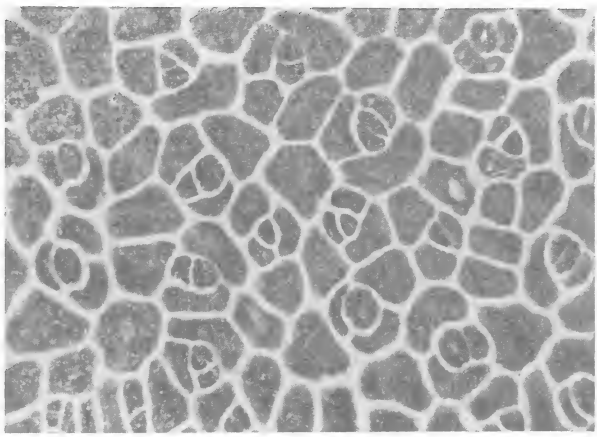


Рис. 2. Эпидермис проростка в возрасте 5 дней, видно образование устьичного аппарата.

состоит из ассимиляционной — столбчатой и губчатой ткани. Естественно, в семядольных листьях есть свои особенности — их мезофилл толще и более многослоен, чем в листьях. Они имеют один слой столбчатой и 7—8 слоев губчатой паренхимы, в то

Рис. 3. Сосуды средней жилки семядолей проростка. Кольчатый сосуд протоксилемы и спиральные сосуды метаксилемы.

время как у настоящих листьев в основном три слоя губчатой и один слой столбчатой паренхимы (Мокеева, 1960; Дариев, 1962). Многослойность семядолей, по мнению Мокеевой, объясняется их запасающей функцией в периоды зародышевой жизни и прорастания семени. У настоящих листьев палисадная паренхима занимает около 50—55% толщины всего мезофилла, а у семядолей она составляет 30—38%. Только у *G. trilobum* палисадная паренхима охватывает почти 50% толщины всего мезофилла. Это, вероятно, можно объяснить тем, что данный вид обитает в гористых местностях, на скалистых местах, на холмах и горных скалах северо-западной Мексики и переносит кратковременные заморозки до 7—10° (Мауер, 1954).

Жилкование. Как показали работы И. А. Райковой (1937) и З. М. Пащенко (1949), прокамбиальные тяжи, из которых позже формируются проводящие пучки главной и боковых жилок семядолей, закладываются еще в зародыше. Этими работами

установлено, что у *G. hirsutum* и *G. barbadense* (у разных по скороспелости сортов) заложение прокамбия главной и четырех боковых жилок происходит одновременно, и они развиты еще в несформированном зародыше довольно сильно и одинаково.

Главная жилка закладывается в виде одного прокамбиального пучка. Нами прослежено, что центральные клетки прокамбиального пучка превращаются в сосуды с очень редкими кольчатыми утолщениями и в паренхиму (рис. 3). Кольчатые сосуды протоксилемы в основании семядолей уже у пятидневного проростка разрушаются; в этой части семядолей с данного возраста средняя жилка представлена двумя проводящими пучками. А. Л. Тахтаджян, имея в виду эту фазу развития проводящего пучка средней жилки, считает наличие здесь двух пучков ретенцией или сериальной рекапитуляцией.

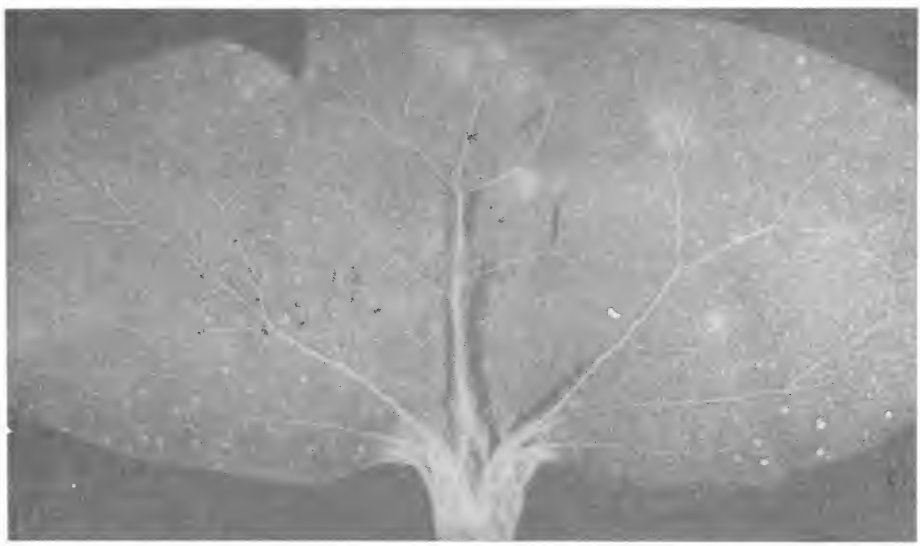


Рис. 4. Семядоля проростка в возрасте 5 дней, хорошо выражено пятипальчатое жилкование с дихотомическим ветвлением боковых жилок.

Мы придерживаемся мнения, что эту структуру надо рассматривать как стадиальную рекапитуляцию (см. также: Василевская, 1961а).

Изучение строения жилкования молодых семядолей хлопчатника (рис. 4) выявляет большое сходство его с жилкованием *Althaea rosea* L. (Василевская, 1961б).

Выводы

1. У всех исследованных видов хлопчатника при прорастании рост семядолей происходит за счет растяжения их клеток.
2. Анатомическое строение семядолей довольно сходно со строением листа, но у семядолей больше слоев губчатой паренхимы. Сходство строения листьев и семядолей свидетельствует о светолюбии хлопчатника уже с семядольной фазы.
3. Большая толщина палисадной паренхимы у *G. trilobum* является показателем его ксерофитности.
4. Семядоли всех изученных видов имеют пятипальчатое жилкование с дихотомическим ветвлением боковых жилок.
5. Большое сходство по форме, анатомической структуре и особенно по жилкованию семядолей свидетельствует об их генетической связи.

Литература

Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог., 1. — Василевская В. К. (1961а). Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. журн., 6. — Василевская В. К. (1961б). О связи между строением корня и жилкованием семядолей. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биолог., 4. — Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИНа АН СССР, сер. I, 3. — Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — Васильченко И. Т. (1946). К вопросу об эволюционном значении морфологических особенностей прораста-

ния цветковых растений. Сб. научн. работ БИНа АН СССР. — Васильченко И. Т. (1947). Морфология прорастания цветковых (сем. *Labiatae*) в связи с их систематикой. Тр. БИНа АН СССР, сер. I, 6. — Дариев А. С. (1962). Влияние различных световых условий на анатомическое строение хлопчатника. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биолог., 3. — Кренке Н. П. (1933—1935). Феногенетическая изменчивость, I. — Мауер Ф. М. (1954). Происхождение и систематика хлопчатника. В кн. «Хлопчатник», III. — Мичурин И. В. (1948). Соч. Принципы и методы работы, I, Изд. 2. — Мокеева Е. А. (1960). Морфология и анатомия листьев хлопчатника. В кн. «Хлопчатник», III. — Пащенко З. М. (1949). Динамика развития зародыша семян у различных по скороспелости форм хлопчатника. ДАН УзССР, 9. — Райкова И. А. (1937). Развитие семени и плода хлопчатника. В атласе «Строение и развитие хлопчатника». — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Sinnott E. W. (1918). Conservatism and variability in the seedling of dicotyledons. Amer. Journ. Bot., 5 : 120—130.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 14 IX 1962).

Индекс 581.3/581.14 : 581.543

Т. В. Далецкая

О ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИНАХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ КАРЛИКОВОСТИ ЗАРОДЫШЕЙ

С 4 рисунками

Семенам многих древесных растений свойственно состояние покоя. Оно вызывается различными причинами и отличается разной степенью глубины. У семян одних видов покой обусловлен свойствами покровов и может быть легко нарушен при полном или частичном удалении их. У многих других видов покой семян вызывается не только задерживающим прорастание действием покровов, но и особым строением зародыша. Такие семена прорастают с большим трудом. Для того чтобы нарушить их покой, необходимо длительное воздействие низкой температурой, а иногда требуется и более сложная предпосевная подготовка. Эти семена характеризуются состоянием глубокого покоя (Николаева, 1962). Такой покой свойствен семенам многих плодовых и лесных деревьев.

Особое состояние зародышей, имеющих глубокий покой, выражается в том, что, будучи извлечены из семян, они трогаются в рост, но растут замедленно и ненормально. Это свойство зародышей покоящихся семян известно давно и получило название физиологической карликовости (Flemion, 1933; Крокер, 1950; Крокер и Бартон, 1955). Изучение этого явления представляет большой интерес для понимания природы глубокого покоя семян. Имеется большое количество работ, посвященных исследованию условий и характера проявления физиологической карликовости у разных видов плодовых растений (Flemion, 1934, 1956; Veh, 1936; Tukey a. Carlson, 1945; Visser, 1956; Rémy, 1961, и др.).

Установлено, что зародыши различных плодовых растений при проращивании их в изолированном состоянии трогаются в рост медленно. При этом у них наблюдается несимметричное зеленение и разрастание семядолей. „Нижняя“ семядоля, прилегающая к влажной фильтровальной бумаге, зеленеет и увеличивается в размерах, а „верхняя“ не проявляет никаких признаков роста. Гипокотиль в одних случаях сильно вытягивается, в других не растет, но на нем образуются наплывы типа каллюса. Корешок у таких зародышей почти не растет. В этом состоянии зародыши могут находиться длительное время без видимого дальнейшего роста. Если тронувшиеся в рост зародыши высадить в землю, они образуют растения, имеющие в большей или меньшей степени карликовый вид.

Выведению зародышей из этого состояния способствуют различные факторы, главный из них — воздействие низкой температурой. Холодная стратификация при 0—5° приводит к прорастанию семян, находящихся в состоянии глубокого покоя. При этом она полностью снимает состояние физиологической карликовости зародышей (Крокер, 1950; Flemion, 1956, и др.). Можно получить нормальные сеянцы из зародышей покоящихся семян, выращивая их на длинном дне (Veh, 1936; Flemion, 1956, и др.). В последнее время появились указания, что применение гиббереллина тоже снимает состояние физиологической карликовости зародышей (Barton, 1956; Flemion, 1959; Некрасова, 1960; Николаева, 1962, и др.).

Сведений об анатомических и физиолого-биохимических особенностях зародышей семян, находящихся в состоянии глубокого покоя, очень мало. Флемион (Flemion, 1933) и Ледбеттер (Ledbetter, 1960) дали морфологическое и анатомическое описание

физиологической карликовости зародышей родотипа. Реми (Rémy, 1961) изучал рост зародышей покоящихся семян некоторых плодовых растений и пытался связать их состояние с недостатком ростовых веществ. Однако до сих пор природа физиологической карликовости зародышей семян, находящихся в состоянии глубокого покоя, и механизм, вызывающий это явление, остаются неясными.

Изучение физиологически активных веществ у находящихся в состоянии глубокого покоя семян некоторых древесных пород (Николаева и Далецкая, 1963), показало, что в семенах бересклета европейского, клена остролистного и ясеня обыкновенного в этот период содержится большое количество β-индолилуксусной кислоты (ИУК). Было высказано предположение о важной роли этого соединения в покое семян. Дальнейшие исследования автора привели к выводу, что высокое содержание ИУК, повидимому, ответственно за состояние физиологической карликовости их зародышей.

Следует сказать, что данных о поведении зародышей семян лесных древесных растений, в частности видов, которые использовались в наших исследованиях, очень мало (Николаева, 1950а, 1950б, 1959в, 1962; Доля, 1953; Bulard et Monin, 1960, и др.).

С целью проверки предположения о роли ИУК в физиологической карликовости зародышей семян, имеющих глубокий покой, нами были поставлены следующие опыты. Выращивались зародыши из семян с глубоким покоем (бересклет европейский и клен татарский) и из семян с относительно неглубоким покоем (белая акация, ясень зеленый, клен ясенелистный и т. д.). Кроме того, было проведено определение содержания ИУК, во-первых, в семенах с глубоким покоем и не имеющих покоя или характеризующихся сравнительно неглубоким покоем; во-вторых, в зародышах семян с глубоким покоем после различных сроков их выращивания в условиях, способствующих сохранению состояния физиологической карликовости. Таким образом, мы имели возможность сравнить как поведение зародышей, так и содержание ИУК в семенах с глубоким и с неглубоким покоем, а также получить представление о содержании ИУК в зависимости от состояния самих зародышей.

В качестве семян с глубоким покоем брались семена бересклета европейского, ясеня обыкновенного, кленов татарского и остролистного. Для прорастания семян кленов требуется холодная стратификация в течение 3—5 месяцев (Юдин, 1956). Семена бересклета европейского и ясеня обыкновенного выходят из состояния покоя под влиянием длительной стратификации сначала в тепле (15—20°), а затем на холоде при 0—3° (Николаева, 1956). В качестве семян, не обладающих глубоким покоем или покоем вообще, были использованы: семена горчицы сарептской и желтой акации, не имеющие покоя; семена белой акации, покой которой связан с водонепроницаемостью покровов; семена ясеня зеленого и клена ясенелистного — их покой обусловлен пониженной воздухопроницаемостью покровов.

Зародыши, извлеченные из семян, проращивались в чашках Петри на фильтровальной бумаге в воде при различных режимах освещения, затем высаживались в горшки с землей и помещались на длинный (24-часовой) и короткий (8—9-часовой) день.

Зародыши белой акации, клена ясенелистного и ясеня зеленого как на длинном, так и на коротком дне дали совершенно нормальные проростки (рис. 1). Более того, некоторые из них (белая акация) в условиях короткого дня росли быстрее, чем при длинном дне.

Иначе обстояло дело с зародышами семян, обладающих глубоким покоем. Зародыши клена татарского извлекались из свежесобранных семян. В условиях естественного короткого дня при 15—20° за 1 месяц проросло в среднем около 10% зародышей. При этом у проросших зародышей наблюдалось неравномерное зеленение семядолей, вытягивание гипокотиля, образование наплывов и т. д., словом — все явления физиологической карликовости. Остальные 90% зародышей не только не проявили признаков роста, но даже не позеленели. На длинном дне зеленение и прорастание зародышей клена татарского происходило более успешно (около 30%), но также носило ненормальный характер (рис. 2, *1—2*). Однако, будучи высажены в землю, такие проростки в условиях длинного дня дали нормальные растения.

Для опытов с зародышами бересклета были использованы две партии семян: свежие семена сбора 1962 г. и семена, собранные в 1961 г., подвергавшиеся предварительно в течение 10 месяцев теплой стратификации. Первые из-за плохих погодных условий лета 1962 г. были очень мелкие, а зародыши их очень слабые. Эти зародыши за один месяц проращивания при 15—20° в условиях естественного короткого дня не проявили никаких признаков роста. Лишь у 3—5% из них наблюдался слабый рост гипокотиля. Тронувшиеся в рост зародыши были высажены в горшки с землей, где они находились также на коротком дне в течение почти 3 месяцев, оставаясь в том же состоянии, как и в момент посадки.

Второй опыт был проведен с зародышами бересклета из доброкачественных семян после 10 месяцев теплой стратификации. В условиях короткого дня на 4—5-е сутки 60% зародышей тронулось в рост. Как правило, у них зеленела только одна семядоля и нередко не вся, а только часть ее. Гипокотили удлинились до 2—2.5 см, но корешок почти не рос. У многих поростков на гипокотиле появились наплывы. Тронувшиеся в рост зародыши были высажены в горшки с землей и выращивались при коротком и длинном дне. На коротком дне они росли очень слабо и спустя месяц оставались в фазе семядолей (рис. 2, *3*). Длина их не превышала 3—8.5 см, а корешок был не более 0.5 см.

Оставшиеся непроросшими 40% зародышей выдерживались в течение месяца в чашках Петри также на коротком дне. За это время они не проявили никаких признаков роста. Напротив, в условиях 24-часового дня зародыши бересклета за месяц образовали нормальные растения с хорошо развитыми корешками и развернули 2—3 пары настоящих листьев. Высота их достигала 4—5 см (рис. 2, *4*).

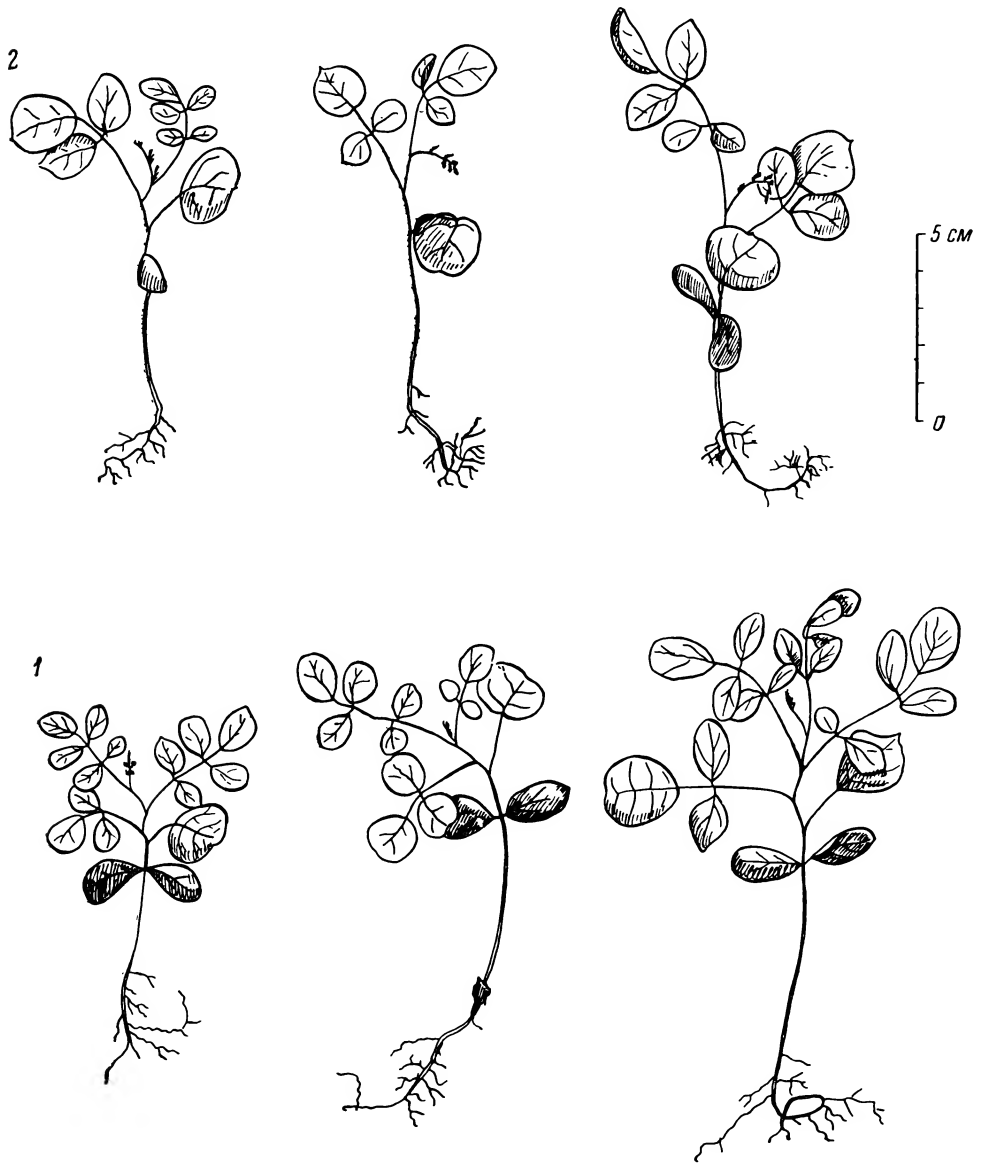


Рис. 1. Проростки белой акации и клена ясенелистного после одного месяца проращивания при разной длине дня.

1, *2* — белая акация; *3*, *4* — клен ясенелистный; *1*, *3* — короткий день (8 часов); *2*, *4* — длинный день (24 часа).

Мы видим, что у бересклета европейского и клена татарского физиологическая карликовость зародышей выражена в очень сильной степени. То же известно для остальных двух видов.

Ниже приводятся данные определения ИУК у семян с глубоким покоем, не подвергавшихся предпосевной подготовке и прошедших холодную стратификацию, а также данные о содержании ИУК у семян, не имеющих покоя или имеющих неглубокий покой. Методика выделения и идентификации ИУК подробно описана ранее (Николаева и Далецкая, 1963). В отличие от опытов прошлых лет в этой работе изучение биологического действия элюатов из хроматограммы экстракта семян было огра-

ничено участками местоположения ИУК и смежными с ними. Оценка биологического действия была произведена только на одном тесте — семенах горчицы сарептской, которые обнаружили наиболее высокую чувствительность к ИУК.

Работа показала, что содержание ИУК в элюатах из покоящихся семян бересклета, ясеня и обоих видов клена очень высоко и угнетает прорастание семян горчицы

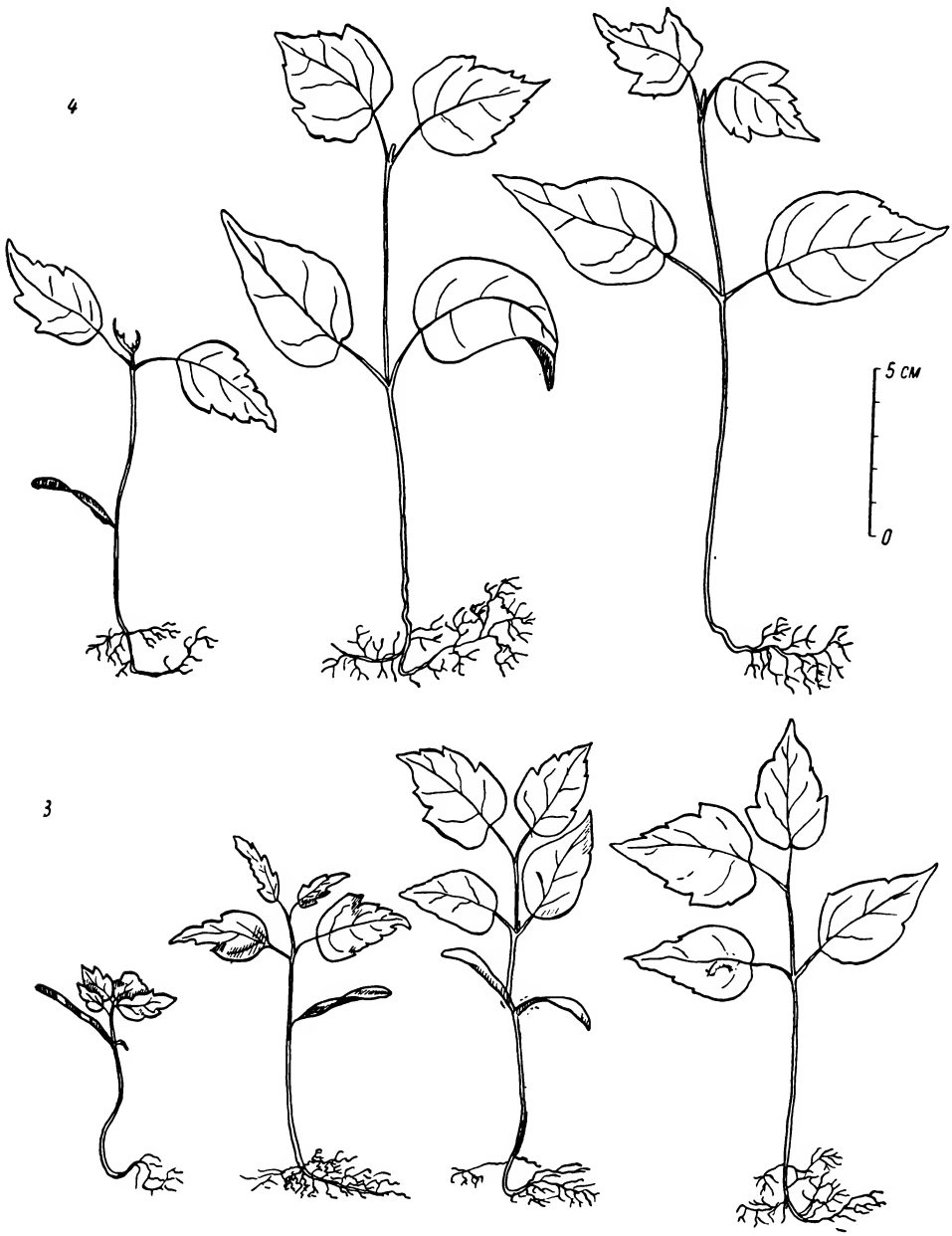


Рис. 1 *(продолжение)*.

(рис. 3, *1—4*). Судя по характеру биологического действия, концентрация ИУК в элюатах из этих семян составляет 1.10^{-2}—1.10^{-5}%. После того, как семена проходят стратификацию и становятся готовыми к прорастанию или уже прорастают, содержание ИУК в них резко снижается (рис. 3, *5—8*). Элюат из таких семян уже не вызывает подавления прорастания горчицы. Подобное действие на горчицу оказывают растворы гетероауксина (синтетическая ИУК) в концентрации не более 1.10^{-7}—1.10^{-8}% (см. калибровочную кривую в статье Николаевой и Далецкой, 1963).

Чрезвычайный интерес представляет тот факт, что у семян, не имеющих покоя (горчица сарептская, желтая акация), или имеющих неглубокий покой, не связанный

с состоянием зародыша (акация белая, клен ясенелистный и ясень зеленый), содержание ИУК невелико (рис. 3, *9—14*). В виду того, что семена горчицы сильно отличаются по величине от семян остальных видов, для анализа были взяты две пробы: одна содержала, как во всех остальных случаях, 100 семян, но весила 0.5 г; другая проба содержала 500 семян. Вес ее соответствовал весу проб семян других видов (2.5 г). Мы видим, что элюат ИУК из маленькой пробы не оказал заметного биологического действия, а элюат из большой пробы — даже стимулировал прорастание семян, использованных в качестве биотеста.

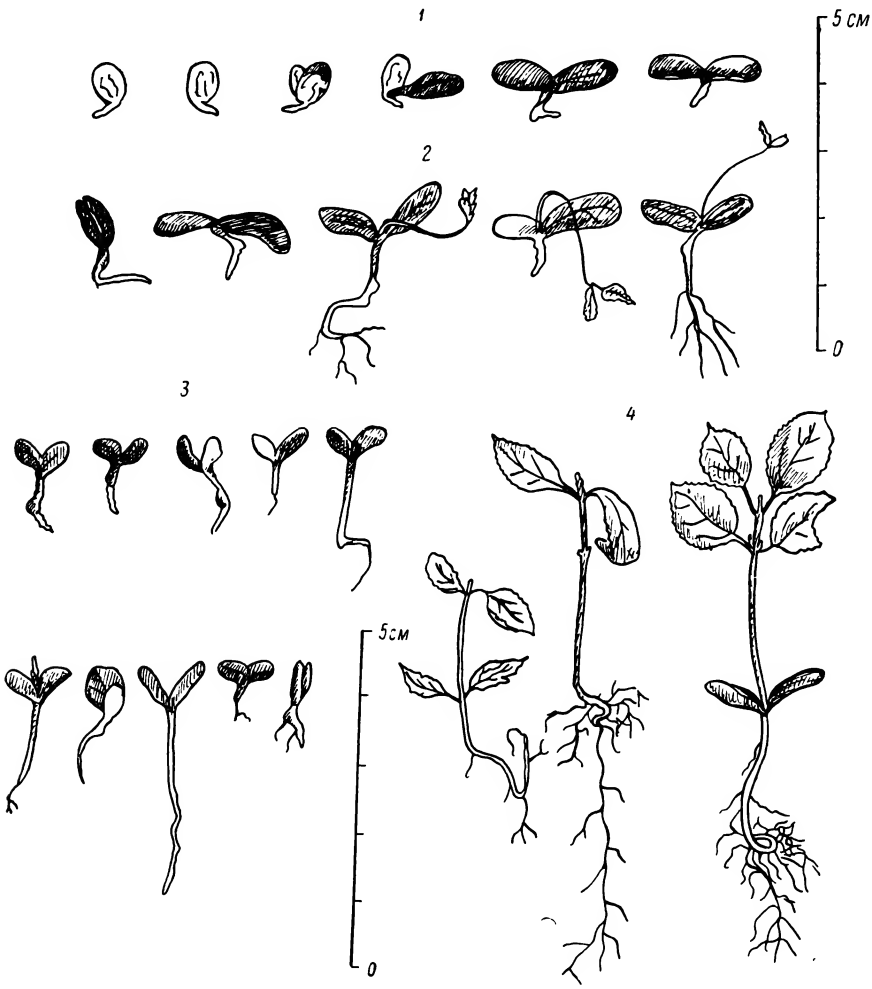


Рис. 2. Проростки клена татарского и бересклета европейского после одного месяца выращивания при разной длине дня.

1, 2 — клен татарский (проращивался в чашках Петри); *3, 4* — бересклет европейский, выращивался в почве; *1, 3* — короткий день (8 часов); *2, 4* — длинный день (24 часа).

Элюаты ИУК из семян остальных растений, не имеющих покоя или имеющих неглубокий покой, оказывали не подавляющее, а большей частью стимулирующее действие горчицы. Это говорит о том, что концентрация ИУК в элюатах из них была не более 1.10^{-7}—1.10^{-8} %, т. е. не превышала концентрацию ИУК в элюатах стратифицированных семян бересклета и клена татарского. Исключение составили только семена белой акации, элюат из которых вызывал небольшое подавление прорастания горчицы (рис. 3, *12*). Эти данные подтверждают предположение о том, что высокое содержание ИУК в семенах, имеющих глубокий покой, связано с состоянием их зародышей.

Определяя ИУК непосредственно в различных частях семян бересклета европейского мы нашли, что высокое ее содержание свойственно не только эндосперму, но и самому зародышу (рис. 4, *1*). Рис. 4, *4* показывает, что холодная стратификация семян, приводящая к снятию состояния физиологической карликовости зародышей и прорастанию семян, сопровождается снижением содержания ИУК в самом заро-

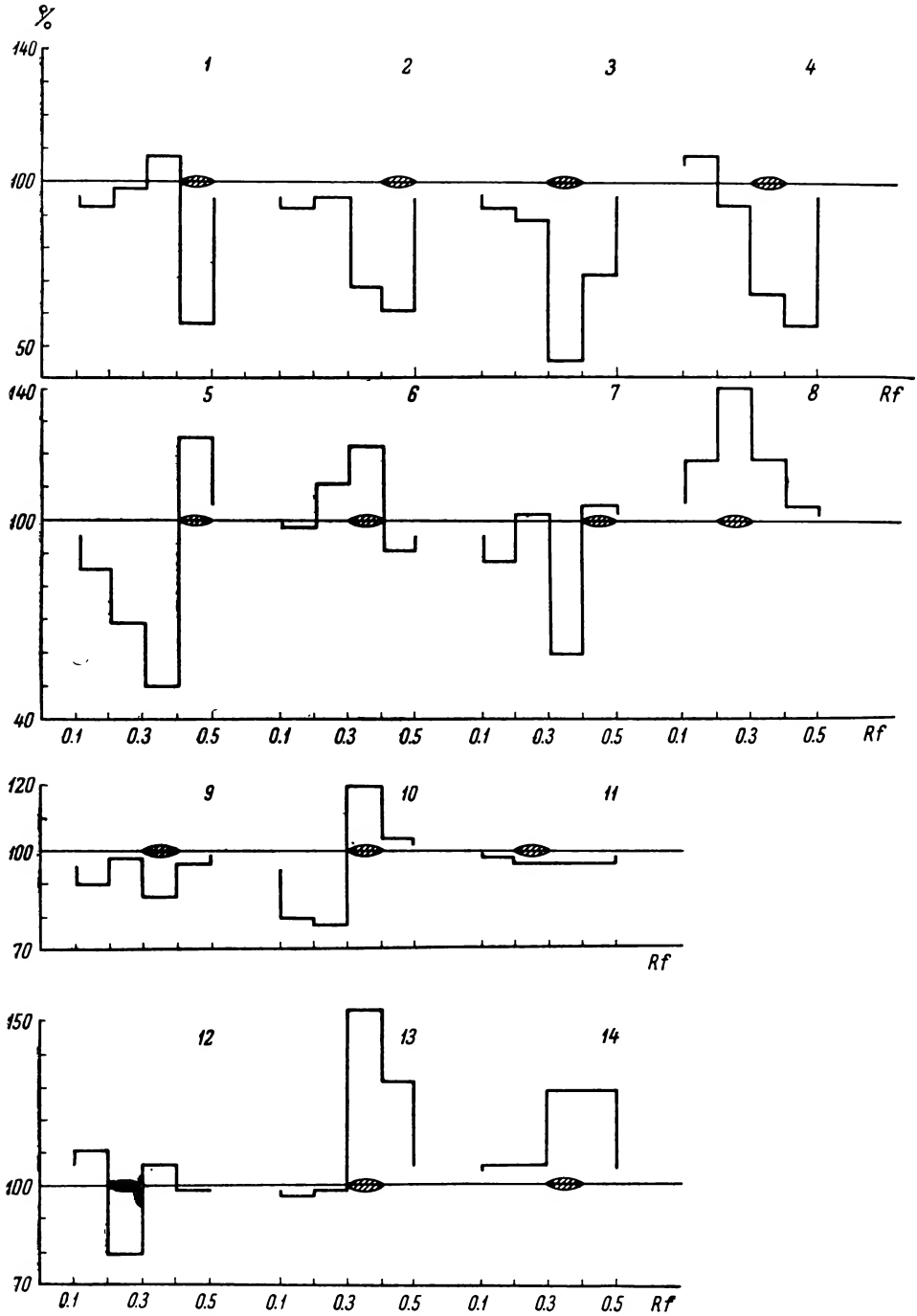


Рис. 3. Гистограммы экстрактов из семян, находящихся в состоянии глубокого покоя, вышедших из состояния покоя под влиянием стратификации и не имеющих покоя или обладающих неглубоким покоем. Положение свидетеля ИУК (гетероауксина) на гистограмме показано овалом.

1—4 — в глубоком покое; *5—8* — стратифицированные и готовые к прорастанию семена: *1, 5* — бересклет европейский, *2, 6* — ясень обыкновенный, *3, 7* — клен остролистный, *4, 8* — клен татарский; *9—11* — семена, не имеющие покоя: *9* — горчица сарептская (100 семян), *10* — то же (500 семян), *11* — желтая акация; *12—14* — семена с неглубоким покоем: *12* — белая акация, *13* — ясень зеленый, *14* — клен ясенелистный.

дыше. В то же время анализ зародышей, которые проращивались в условиях короткого дня в течение 3 дней (рис. 4, *2*) и в течение одного месяца (рис. 4, *3* и *5*), показал, что содержание ИУК в них не снизилось по сравнению с содержанием ее в зародышах покоящихся, не проращивавшихся семян.

Точно то же самое было установлено для клена татарского (рис. 4, *6*). Содержание ИУК в зародышах этого растения после их проращивания в течение одного месяца в условиях короткого дня оставалось таким же высоким, как и у зародышей покоящихся семян.

Таким образом, до тех пор пока в зародышах сохраняется состояние физиологической карликовости, у них наблюдается высокое содержание ИУК. Снятие этого состояния под влиянием холодной стратификации сопровождается снижением ее содержания до концентраций, не оказывающих ингибирующего действия. В тех случаях,

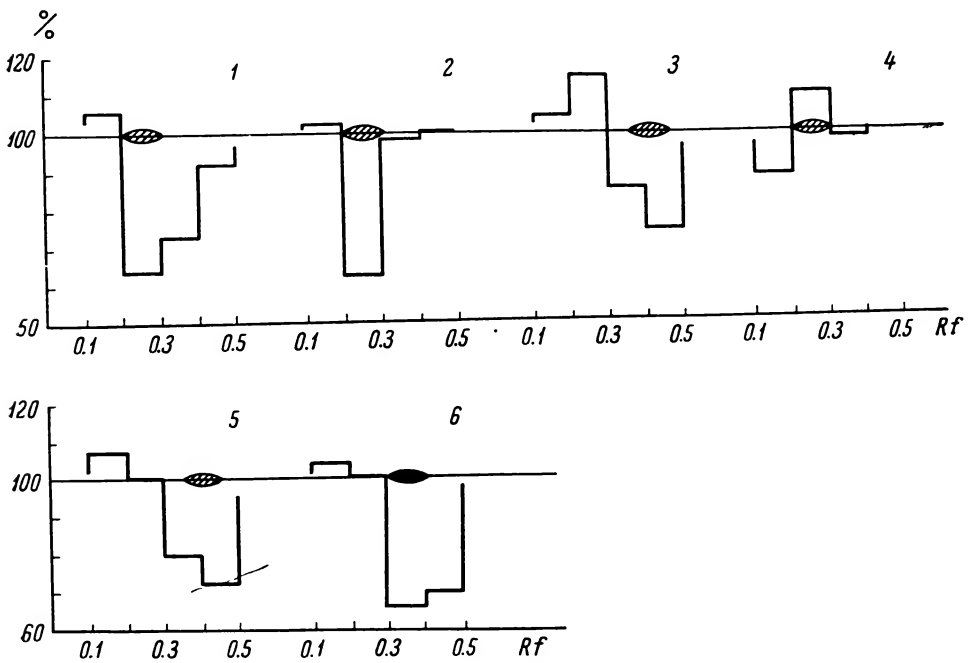


Рис. 4. Гистограммы экстрактов из зародышей бересклета европейского и клена татарского. Положение свидетеля ИУК на гистограмме показано овалом.

Зародыши бересклета европейского: *1* — извлеченные из покоящихся нестратифицированных семян, *2* — извлеченные из семян после 10 месяцев теплой стратификации и проращивавшиеся в течение 3 дней на коротком дне при 15—20°, *3* — то же, но после проращивания в течение 1 месяца в почве на коротком дне, *4* — извлеченные из стратифицированных на холоду, готовых к прорастанию семян, *5* — извлеченные из свежесобранных покоящихся семян (сбор 1962 г.) после проращивания в течение одного месяца на коротком дне при 15—20°. Зародыши клена татарского: *6* — извлеченные из покоящихся семян после одного месяца проращивания в чашках Петри на коротком дне при 15—20°.

когда покой семян отсутствует или не связан с состоянием зародыша, содержание ИУК в них также невелико и не вызывает подавления прорастания горчицы.

Проверяя наше предположение, мы воздействовали растворами синтетической ИУК (гетероауксина) различных концентраций на рост зародышей бересклета европейского. При этом зародыши брались из семян, прошедших нормальную стратификацию и готовых к прорастанию, и из семян, которые в течение нескольких месяцев находились в тепле (15—20°). Оказалось, что рост зародышей из покоящихся семян угнетается гетероауксином чрезвычайно сильно, особенно в темноте. При концентрации раствора ИУК равной 1.10^{-6}% и выше рост таких зародышей задерживался на 40% по сравнению с контролем, и только при разведении ИУК до 1.10^{-8}% рост их не подавлялся. На свету действие гетероауксина несколько ослаблялось и раствор его в концентрации 1.10^{-6}% уже не оказывал на зародыши угнетающего действия. Еще слабее гетероауксин действовал на зародыши, извлеченные из семян, вышедшие из состояния покоя в результате стратификации. Так, если 1.10^{-2}%-й раствор его задерживал рост этих зародышей на 85%, то 1.10^{-4}%-й раствор задерживал рост уже только на 20% по сравнению с контролем, где к этому времени все зародыши трогались в рост. Этот опыт показывает, что торможение роста зародышей покоящихся семян вызывается высокими концентрациями ИУК.

Все вышеизложенное подтверждает высказанное ранее предположение о том, что одной из причин или причиной физиологической карликовости зародышей семян, обладающих глубоким покоем, является тормозящее рост действие высокого содержания ИУК, свойственное таким зародышам.

Литература

Доля Н. И. (1953). К вопросу о физиологии прорастания зародышей семян ясеня обыкновенного. ДАН СССР, LXXXVIII, 4. — Крокер В. (1950). Рост растений. — Крокер В. и Л. Бартон. (1955). Физиология семян. — Некрасова Т. В. (1960). Влияние гиббереллловой кислоты на прорастание семян и рост сеянцев плодовых культур. Физиолог. раст., 7, 1. — Николаева М. Г. (1950а). О прорастании зародышей семян бересклета европейского. ДАН СССР, LXXI, 1. — Николаева М. Г. (1950б.) Значение стратификации семян для дальнейшего развития сеянцев бересклета европейского. ДАН СССР, 71, 5. — Николаева М. Г. (1956). Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением. Бот. журн., 3. — Николаева М. Г. (1962). Роль гиббереллина в нарушении покоя семян. Бот. журн., 12. — Николаева М. Г. и Т. В. Далецкая. (1963). Изучение физиологически активных веществ покоящихся семян. Тр. БИНа, сер. IV, Эксперим. бот., 16. — Юдин В. Г. (1956). Биология прорастания семян кленов. Тр. БИНа, сер. IV, Эксперим. бот., 11. — Barton L. V. (1956). Growth response of physiologic dwarfs of *Malus arnoldiana* Sarg. to gibberellic acid. Contr. Boyce-Thomps. Inst., 18, 8 : 311—318. — Bulard C. et J. Monin. (1960). Action de l'acide gibberellique sur des embryons dormants d'*Evonymus europaeus* cultivés in vitro. Compt. Rend. Sci. Acad. Sci., 250, 17 : 2922—2924. — Flemion F. (1933). Dwarf seedlings from non-afterripened embryos of *Rhodotypos kerrioides*. Contr. Boyce-Thomps. Inst., 5, 1 : 161—165. — Flemion F. (1934). Dwarf seedlings from non-afterripened embryos of peach, apple and hawthorn. Contr. Boyce-Thomps. Inst., 6, 2 : 205—209. — Flemion F. (1956). Effect of temperature, light and nutrients on physiological dwarfing in peach seedlings. Plant Physiolog., 31 : iii. — Flemion F. (1959). Effect of temperature, light and gibberellic acid on stem elongation and leaf development in physiologically dwarfed seedlings of peach and rhodotypos. Contr. Boyce-Thomps. Inst., 20, 1 : 57—70. — Ledbetter M. C. (1960). Anatomical and morphological comparisons of normal and physiologically dwarfed seedlings of *Rhodotypos tetrapetala* and *Prunus persica*. Contr. Boyce-Thomps. Inst 20, 8 : 437. — Rémy P. (1961). Recherches physiologiques sur la maturation des graines d'arbres froitiers a noyan. Ann. Amélior. Pl., 11, 2 : 113—298. — Tukey H. B. a. R. F. Carlson. (1945). Breaking the dormancy of peach seed by treatment with thiourea. Plant. Physiolog., 20, 4 : 505—516. — Veh R. (1936). Eine neue Methode des Anzucht von Sämlingen unabhängig von Ruheperioden und Jahreszeit (bei Apfeln, Birnen, Quitten, Pflaumen und Kirchen). Züchter, 8 : 145—151. — Visser T. (1956). The growth of apple seedlings as affected by after-ripening, seed maturity and light. Proc. Neder. Acad., ser. C, 59, 3 : 314—324.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 IV 1963).

Индекс 582.542 : (581.44 + 581.45)

Ю. И. Берхин

АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ДВУХ ТЕТРАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦ

С 3 рисунками

Систематика 28-хромозомных пшениц построена в основном на результатах кариологического анализа, на данных сравнительного изучения их морфологических особенностей и ареалов, а также на материалах экспериментальных исследований (легкость скрещивания, плодовитость гибридов и их поведение) и археологических находок (Percival, 1921; Вавилов и Якушкина, 1925; Вавилов, 1931; Kihara, 1934; Фляксбергер, 1935; Schiemann, 1948; Якубцинер, 1961, и др.). Некоторые исследователи; при изучении их систематики использовали анатомический метод (Percival, 1921 Яковлев и Николаенко, 1931; Жестяникова, 1954).

В результате многочисленных исследований определено систематическое положение видов тетраплоидных пшениц, однако вопрос об их эволюции остается до сих пор недостаточно разработанным. Выяснение способов и путей эволюции этих пшениц исключительно важно как для установления филогении, так и для их систематики.

Известно, что дифференциация видов обусловлена изменениями экологических условий. Исходя из этого, мы поставили перед собой задачу выявить анатомические

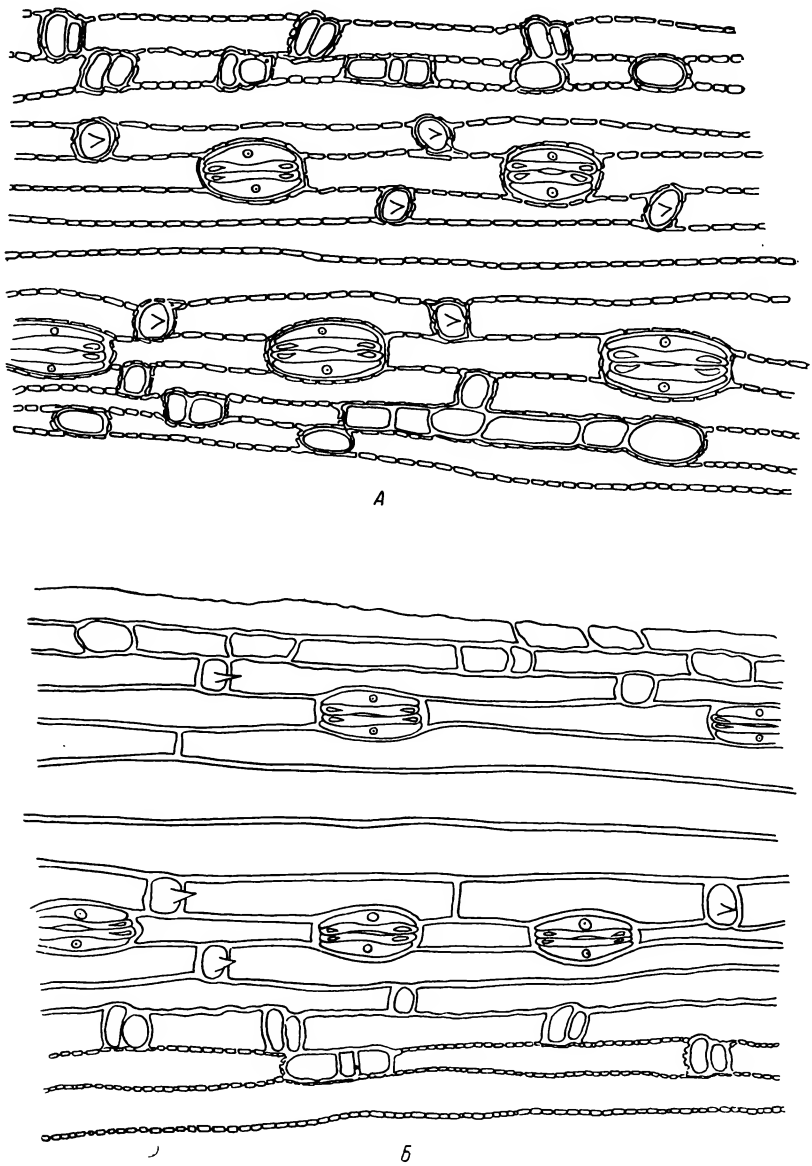


Рис. 1. Участки эпидермиса нижней стороны листьев.
А — *Triticum araraticum* Jakubz., *Б* — *T. timopheevi* Zhuk.

особенности вегетативных органов двух близких тетраплоидных пшениц с учетом эколого-географической специфики их ареалов.

Для этого нами был проведен сравнительный анатомический анализ листа и соломины *Triticum araraticum* Jakubz. и *T. timopheevi* Zhuk., выделенных большинством исследователей в особую филогенетическую группу и стоящих обособленно по отношению к другим тетраплоидным пшеницам.

Triticum araraticum — дикорастущая пшеница, произрастающая на сухих каменистых почвах Армении, Нахичеванской АССР, Ахсуинско-Шемахинского нагорья Азербайджанской ССР и иранского Луристана. *T. timopheevi* Zhuk. — культурная пшеница,

возделываемая в некоторых районах Западной Грузии в значительно более влажных условиях.

М. М. Якубцинер (1932) и В. В. Светозарова (1939) отметили близость этих пшениц. В. Л. Менабде и А. А. Ерицян (1942), Менабде (1948, 1961) и Е. Н. Синская (1955) считают, что вид *T. timopheevi* произошел от *T. araraticum*.

Растения, послужившие материалом для исследования, были выращены на селекционном участке в пригороде Свердловска из семян коллекции Всесоюзного Института растениеводства (г. Ленинград). Сбор материала производился в период цветения. Листья третьего яруса и отрезки соломины главных побегов (второе междоузлие) фиксировались в 75° спирте.

Изучались эпидермис листа и строение листа и соломины на поперечном разрезе у пяти растений каждого вида. Эпидермис брался с морфологически нижней (абаксиальной) стороны листа в средней его части. В этом же участке листа производились поперечные срезы листовой пластинки. Поперечные срезы соломины были изготовлены из средней трети второго междоузлия. Срезы приготовлялись бритвой от руки и окрашивались водным раствором сафранина. Анатомические рисунки выполнялись при помощи рисовального аппарата системы Аббе.

При изучении препаратов основное внимание было направлено на выявление тех особенностей, которые сформировались под влиянием специфических условий произрастания каждого из рассматриваемых видов.

На рис. 1, *А* изображен участок эпидермиса нижней стороны листа *T. araraticum*, где видно, что среди длинных клеток сравнительно часто встречаются короткие клетки изодиаметрической или близкой к ней формы. В зонах эпидермиса, расположенных над жилками, короткие клетки выростов обычно не имеют.[1] На остальной поверхности эпидермиса короткие клетки образуют выросты — шипики. Устьица расположены в правильных рядах, чередуясь с длинными клетками. Стенки клеток эпидермиса заметно утолщенные и пористые. Пористость стенок клеток сильнее выражена в зонах эпидермиса над жилками.

На рис. 1, *Б* изображен участок нижнего эпидермиса листа *T. timopheevi*. Число коротких клеток и устьиц на единицу поверхности у этой пшеницы значительно меньше, чем у *T. araraticum* (см. таблицу). Утолщение стенок и пористость их выражены также

Некоторые анатомические показатели двух видов пшениц

Вид	Эпидермис			Лист		
	число коротких клеток в поле зрения	число устьиц в поле зрения	длина устьиц (в μ)	толщина листа (в μ)	ширина листа (в мм)	среднее расстояние между проводящими пучками (в мм)
Triticum araraticum Jakubz.	87—111	64—78	56.2	169.6—227.9	6.67—8.49	0.22—0.27
T. timopheevi Zhuk.	54—70	44—54	57.1	145.8—156.3	9.63—10.84	0.28—0.31

слабее. Листовая пластинка у *T. araraticum* уже и короче, однако толщина ее больше, это хорошо заметно в районе центральной жилки. Участки паренхимной ткани, находящиеся между склеренхимной обкладкой проводящего пучка главной жилки и участками склеренхимы, примыкающими к верхнему и нижнему эпидермисам, у у *T. araraticum*, одревесневаются сильнее, чем у *T. timopheevi*. Сосудисто-волокнистые пучки листа у *T. araraticum* расположены ближе друг к другу (рис. 2, *А* и *Б*; таблица). Проводящие пучки соломины у *T. araraticum* встречаются значительно чаще, чем у *T. timopheevi*, однако развиты они слабее (рис. 3, *А* и *Б*).

Как видно из таблицы, размер устьиц у обеих пшениц довольно близок.

Отмечены анатомические особенности, отличающие оба рассматриваемых вида от некоторых других 28-хромозомных пшениц. Так, например, одревеснение тканей в листьях как у *T. araraticum*, так и у *T. timopheevi* происходит сильнее, чем у *T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schrank, *T. turgidum* L. и *T. turanicum* Jakubz.

Обусловленность анатомических особенностей вегетативных органов растений теми условиями среды, в которых они обитают, показана в работах многих авторов (Заленский, 1904; Келлер и Лейсле, 1922; Александров и Цхакая, 1926; Василевская, 1938; Шавров, 1958; Мирославов, 1962, и др.).

Некоторые из анатомических признаков, взятые в отдельности, не могут служить показателями, характеризующими условия произрастания (Василевская, 1938, 1954). Однако при использовании всего комплекса этих признаков можно установить, что

[1] Исключительно крупные волоски, образующиеся здесь из коротких клеток и имеющиеся также у *T. timopheevi*, встречаются очень редко.

структурные различия *T. araraticum* и *T. timopheevi* свидетельствуют о различной степени их ксероморфности. В. К. Василевская на основании литературных данных и собственных исследований указывает, что в результате изменения под влиянием среды онтогенеза организма, меняется и его структура.

Редуцированная, но утолщенная листовая пластинка, плотная сомкнутость хлоренхимы листа, утолщение стенок клеток эпидермиса, сильное развитие механических тканей [1] весьма характерны для ксерофитов. Прат (Prat, 1951) отмечает, что эпидермис ксерофитных злаков обычно сильнее дифференцирован. Мезофиты характеризуются противоположными признаками.

Сопоставляя литературные сведения по данному вопросу и результаты наших исследований, можно сделать заключение, что *T. timopheevi* обладает более мезофитной структурой по сравнению с *T. araraticum*.

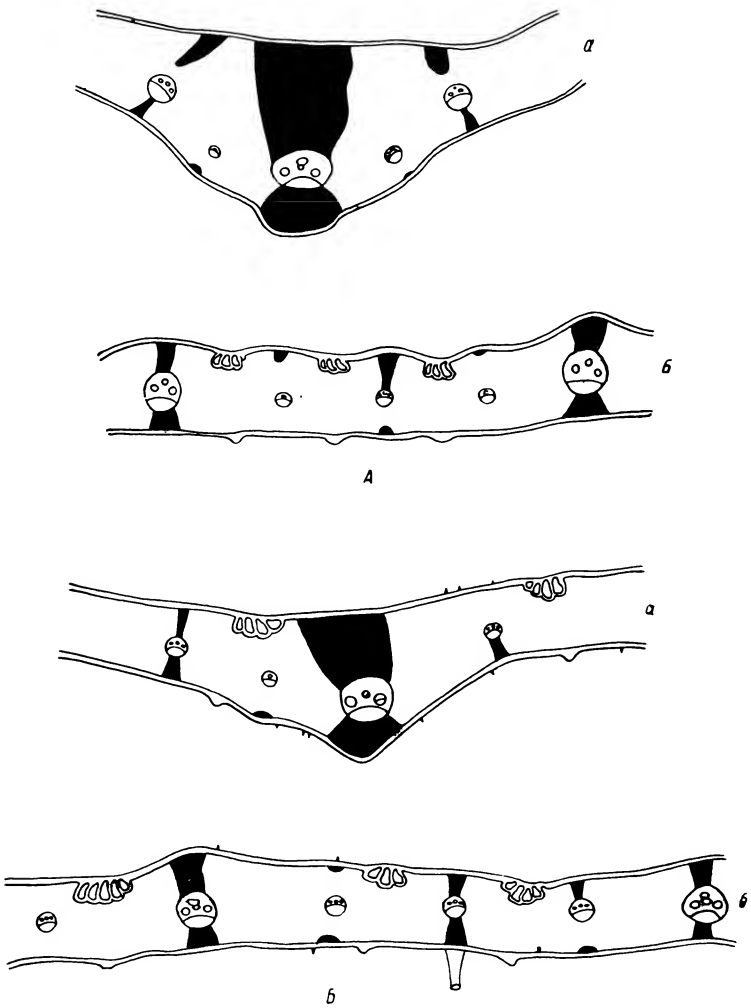


Рис. 2. Схемы поперечного среза листьев.
А — *Triticum araraticum* Jakubz.; *Б* — *T. timopheevi* Zhuk.; *а* — главная жилка; *б* — периферическая часть. *Черным* показаны одревесневшие ткани.

Сравнительная засухоустойчивость пшеницы *T. timopheevi* сочетается с наличием у нее мезофитных признаков.

Очевидно, приобретение мезофитных свойств дикой пшеницей (*T. araraticum* или близкая к ней форма) было, с одной стороны, результатом ее миграции из сухих районов в более влажные (Зап. Закавказье), с другой стороны, — следствием введения ее в культуру, так как сам процесс возделывания растений приводит к усилению их мезофитности.

[1] Это признак свойствен ксерофитам средиземноморской флористической области

Таким образом, одной из главных причин эволюции группы *T. araraticum* и *T. timopheevi* явилось изменение экологических условий. Важную роль в формировании мезофитных свойств *T. timopheevi* сыграла длительная культура этого вида.[1]

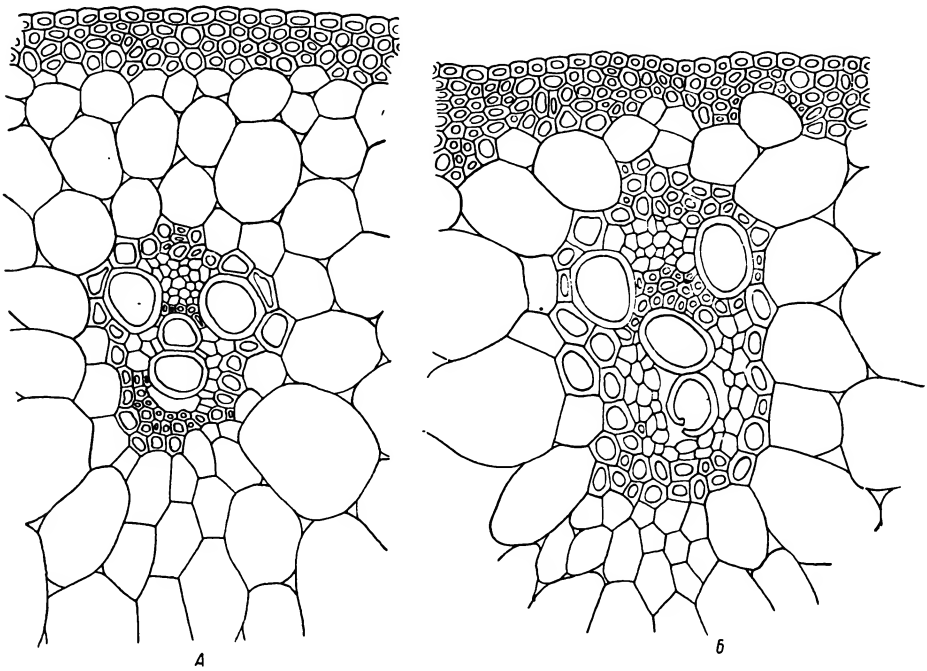


Рис. 3. Поперечные срезы 2-го междоузлия соломин.
А — *Triticum araraticum* Jakubz.; *Б* — *T. timopheevi* Zhuk.

Усиление мезофитных свойств под влиянием более влажных условий среды и интенсификации агротехники является одним из возможных путей, по которому шла дифференциация рода *Triticum*.

Литература

Александров В. Г., К. Е. Цхакая. (1926). К проблеме о степени пластичности листьев и возникновении ксероморфной структуры. Тр. с.-х. опытн. учр. Сев. Кавказа. — Вавилов Н. И. (1931). Пшеница Абиссинии. Тр. прикл. бот., генет. и селекц. Прилож. 51. — Вавилов Н. И. и О. В. Якушкина. (1925). К филогенезу пшениц. Гибридологический анализ вида *Triticum persicum* Vav. и межвидовая гибридизация пшениц. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XV, 1. — Василевская В. К. (1938). О значении анатомических коэффициентов как признаков засухоустойчивости растений. Бот. журн. СССР, 4. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Жестяникова Л. Л. (1954). Анатомическое строение плодовой оболочки зерновки пшеницы и его значение для классификации рода *Triticum*. Диссерт., ВИР, Л. — Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений Изв. Киевск. политехн. инст., 4, 1. — Келлер Б. А. и Э. Ф. Лейсле. (1922). Сравнительноанатомическое исследование экологических особенностей у некоторых видов *Asperula* и *Galium*. Вестн. опытн. дела средне-черноземн. обл. — Менабде В. Л. (1948). Пшеницы Грузии. — Менабде В. Л. (1961). Пшеницы Грузии и их роль в общей эволюции рода *Triticum*. Тр. Тбилисск. бот. инст., 21. — Менабде В. Л. и А. А. Ерицян. (1942). К филогенезу *Triticum timopheevi* Zhuk. Сообщ. АН Груз. ССР, 3, 8. — Мирославов Е. А. (1962). Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков. Бот. журн., 9. — Светозарова В. В. (1939). О втором геноме *Triticum timopheevi* Zhuk. ДАН СССР, XXIII, 5. — Синская Е. Н. (1955). Происхождение пшеницы. Пробл. бот., II. — Флаксбергер К. А. (1935). Пшеницы. — Шавров Л. А. (1958). Анатомо-морфологический анализ изменчивости растений, переселенных в условия Хибинских гор. Диссерт., БИН, Л. —

[1] Дальнейшая эволюция этой филогенетической ветви приводит к возникновению гексаплоидных форм.

Яковлев М. С. и Е. И. Николаенко. (1931). Число сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле пшениц как систематический признак. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 4. — Якубцинер М. М. (1932). К познанию дикой пшеницы Закавказья. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 5, 1. — Якубцинер М. М. (1961). Видовые и сортовые ресурсы пшениц мира и их использование в селекции. — Kihara H. (1934). Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*, V. — Lilienfeld E. u. H. Kihara. (1934). *Triticum timopheevi* Zhuk. Cytologia, 6, 1. — Percival J. (1921). The wheat plant. — Prat H. (1951). Histo-physiological gradients and plant organogenesis. Bot. Rev., 17, 10. — Schiemann E. (1948). Weizen, Roggen, Gerste.

Свердловский сельскохозяйственный институт.

(Получено 30 I 1963).

Индекс 581.9 : 581.52 (

К. В. Киселева, С. М. Разумовский

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ФЛОРЫ ПО РАСТИТЕЛЬНЫМ СООБЩЕСТВАМ

С 3 рисунками

Настоящая публикация представляет собой предварительное сообщение о некоторых общих выводах, к которым пришли оба автора в ходе полевых исследований, проводившихся ими в 1957—1958 гг. в Московской области (К. Киселева) и в Северном Зауралье (С. Разумовский). Задачей этих исследований являлось: 1) установление сукцессионных рядов ассоциаций изучаемого района и 2) выяснение приуроченности видов к ассоциациям. Сочетание флористического и динамического подходов к ассоциации позволило выявить некоторые закономерности, которые, по нашему мнению, могут представлять известный интерес. Необходимо оговориться, что в последующем изложении мы совершенно не касаемся растительности нестабилизовавшихся местообитаний, т. е. ксеросериальных и гидросериальных сообществ, находящихся в сфере эндоэкогенетических процессов.

Геоботанические описания производились на 100-метровых пробных площадках. Столь малый размер площадки был выбран сознательно, с целью обеспечить максимальную экологическую однородность описываемых участков и избежать «смешанных» описаний, относящихся одновременно к двум или более участкам различных ассоциаций. Малый размер площадок компенсировался значительным их числом. Для дальнейшей обработки с целью установления ассоциаций отбирались описания участков практически однородных в отношении господства тех или иных видов. Участки с мозаичным чередованием нескольких доминант (случай весьма частый в лесных сообществах) картировались, и описание их производилось раздельно по каждому из элементов мозаики. Эти элементы во всех случаях оказывались мелкими участками или фрагментами ассоциаций, установленных на основе описания однородных участков.

В одну ассоциацию объединялись участки, одинаковые по составу доминант в каждом ярусе, однако при этом мы обращали особое внимание на весь флористический список, в том числе и на виды с минимальным обилием. Это позволило установить, что физиономическое сходство флористически и экологически различных ассоциаций представляет собой явление более распространенное, чем кажется при работе с обычными в лесных условиях крупными пробными площадями. Весьма часто описания, произведенные на участках, на первый взгляд совершенно сходных, показывают, что они отчетливо распадаются по своему флористическому составу на две-три группы, различающиеся также и в экологическом отношении (табл. 1). Такого рода «флористические варианты» мы во всех случаях рассматривали как самостоятельные ассоциации.

Коэффициент флористической общности в пределах выделенных указанным образом ассоциаций оказывается необычно высоким — от 70 до 90%. Иначе говоря, участки ассоциаций при достаточно тщательном установлении последних чрезвычайно мало различались по флористическому составу. Нам представляется, что значительно более низкий коэффициент общности (30—40%), характерный для большинства описанных в литературе лесных ассоциаций, объясняется во многих случаях тем, что эти ассоциации устанавливались без достаточного внимания к видам с малым обилием и, будучи основаны на описаниях очень крупных пробных площадей, часто оказываются экологически гетерогенными.

«Узкое» понимание объема ассоциации не привело, как можно было ожидать, к значительному увеличению числа выделенных ассоциаций. Так, в пределах Люльво-

ТАБЛИЦА 1

Сборная ассоциация Pinus silvestris — Vaccinium myrtillus — Hylocomium proliferum (Зауралье)

Виды	Номера описаний									
	17	19	25	26	27	18	20	21	22	23
	свежая песчаная почва					влажная суглинистая почва				
	ассоциации									
	Pinetum myrtillosum № 1					Pinetum myrtillosum № 2				
Pinus silvestris	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.
Juniperus communis	rr.	rr.	rr.	rr.	rr.	un.	rr.	un.	sol.	rr.
Luzula pilosa	sol.	sol.	un.	rr.	rr.	sol.	sol.	rr.	rr.	rr.
Coeloglossum viride	rr.	un.	—	rr.	sol.	rr.	—	—	rr.	rr.
Vicia silvatica	—	—	rr.	rr.	—	un.	—	rr.	rr.	rr.
Lathyrus humilis	sp.	sp.	$cop._1$	sp.	sp.	sp.	sol.	$cop._1$	sp.	sp.
Orobus vernus	rr.	un.	un.	—	sol.	sol.	sp.	sp.	rr.	sol.
Vaccinium myrtillus	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$	$cop._3$
Melampyrum pratense	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Hieracium vulgatum	—	—	un.	—	un.	—	—	—	rr.	rr.
Goodyera repens	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.
Oxalis acetosella	sol.	rr.	—	rr.	rr.	rr.	sol.	sol.	sol.	—
Ramischia secunda	rr.	rr.	rr.	rr.	rr.	—	rr.	rr.	rr.	rr.
Pirola rotundifolia	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	rr.	sol.	sol.	rr.
Vaccinium vitis-idaea	rr.	sp.	sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.	sol.
Galium boreale	rr.	—	rr.	rr.	sol.	rr.	sol.	sol.	rr.	—
Linnaea borealis	sp.	rr.	rr.	sp.	sol.	sp.	sp.	sol.	sp.	$cop._1$
Lycopodium clavatum	$cop._1$	$cop._1$	$cop._1$	$cop._1$	$cop._1$	—	—	—	—	—
Calamagrostis arundinacea	sol.	sol.	sol.	sol.	rr.	—	—	—	—	—
Cypripedium guttatum	$cop._1$	sol.	—	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Orchis maculata	rr.	rr.	rr.	rr.	rr.	—	—	—	—	—
Festuca ovina	rr.	rr.	rr.	rr.	rr.	—	—	—	—	—
Empetrum nigrum	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Pirola chlorantha	rr.	rr.	sol.	rr.	—	—	—	—	—	—
Arctostaphylos uva-ursi	rr.	—	sol.	rr.	rr.	—	—	—	—	—
Antennaria dioica	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Saussurea controversa	sol.	rr.	sol.	un.	sol.	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum	—	—	—	—	—	un.	sol.	sol.	—	rr.
Aconitum excelsum	—	—	—	—	—	un.	un.	rr.	un.	rr.
Viola biflora	—	—	—	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Equisetum silvaticum	—	—	—	—	—	sol.	sol.	rr.	sol.	sol.
Calamagrostis langsdorffii	—	—	—	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Carex globularis	—	—	—	—	—	—	rr.	sol.	sol.	sol.
Veratrum lobelianum	—	—	—	—	—	un.	rr.	rr.	un.	rr.
Pirola minor	—	—	—	—	—	sol.	rr.	sol.	sol	sol.

Лозьвинского ботанико-географического района (Зауралье) было установлено всего 28 лесных ассоциаций.

Сравнительный анализ флористических списков ассоциаций, установленных обоими авторами, позволил выявить довольно любопытную картину, представленную в сильно сокращенном виде на табл. 2, относящейся к Люльво-Лозьвинскому району. Как видно из этой таблицы, все ассоциации района распадаются на три достаточно отчетливые флористические группы (I, II, III). Каждая из этих групп обладает некоторым числом видов, свойственных только ей (табл. 2, *d*, *e*, *f*), затем видами, общими с одной из двух других групп (*в*, *с*) и, наконец, видами, общими для всех ассоциаций района (*а*). Таким образом, набором характерных видов в нашем случае обладают не ассоциации, а упомянутые флористические группы ассоциаций. Те же самые флористические группы можно выявить и при обработке конкретных полевых описаний, без предварительного объединения их в ассоциации. Картина приуроченности видов к этим флористическим группам оказывается такой же, как и при анализе суммарных флористических списков ассоциаций.

Флористическая группировка ассоциаций совершенно не совпадает с обычной их классификацией, основанной на доминантах. Каждая из флористических групп, как это видно из табл. 2, включает в себя насаждения, образованные различными древесными породами, и напротив, насаждения почти каждой породы попадают в две или три флористических группы. В нашем примере исключением служат лишь черемушники и лиственничники, которые целиком принадлежат к III группе. Естественно, что «конвергирующие» ассоциации (табл. 1), о которых говорилось выше, попадают в разные флористические группы. Соотношение между флористической и физиономической группировкой ассоциаций иллюстрируется табл. 3.

Естественно ожидать, что столь резкие флористические сходства и различия, независимые от фитоценотической среды, создаваемой видами-эдификаторами, имеют своей причиной сходство и различие абиотических условий среды. Действительно, оказывается, что флористически сходные ассоциации приурочены к сходным условиям почвы и рельефа. Так, сообщества, принадлежащие к ассоциациям I группы, связаны с более легкими и сухими почвами и располагаются на вершинах холмов, на крутых склонах и т. п. II группа связана с более тяжелыми и влажными, слабодренированными почвами пологих склонов и плоских пространств. Наконец, ассоциации III группы встречаются на наиболее богатых, умеренно влажных и хорошо аэрируемых почвах — на древнеаллювиальных почвах надпоймы, на карбонатных почвах, подстилаемых известняками (при достаточном увлажнении), и т. п. Насколько можно судить по нашим материалам (полевые наблюдения и лабораторные анализы почв), определяющими факторами являются богатство и степень увлажнения почвы. В то же время степень оподзоленности почвы, степень развития гумусового горизонта и прочие факторы варьируют в рамках каждой группы местообитаний в весьма широких пределах, обнаруживая при этом ясную корреляцию с составом древесного яруса.

В таком весьма общем виде приведенные экологические характеристики флористических групп ассоциаций в равной мере справедливы как для Зауралья, так и для Московской области. Само собой разумеется, что, например, «более сухие» или «более богатые» местообитания в этих, столь различных климатически районах, отнюдь не идентичны, а набор характерных видов значительно различается. Так, I группа Люльво-Лозьвинского района и I группа Волго-Шошинского района (Московская обл.) имеют всего 5 общих характерных видов (*Lycopodium anceps*, *L. clavatum*, *Festuca ovina*, *Pirola chlorantha*, *Antennaria dioica*) при общем их числе, равном соответственно 16 и 22. Столь заметная разница отчасти объясняется различиями в составе флоры в целом — *Adonis sibirica*, *Gentiana barbata*, *Pulmonaria mollissima*, *Saussurea controversa* и другие виды вообще не встречаются в Московской области, а *Viscaria viscosa*, *Dianthus deltoides*, *Pimpinella saxifraga*, *Chimaphila umbellata*, *Knautia arvensis* и другие растения отсутствуют в Люльво-Лозьвинском районе. Более интересны различия, связанные с изменением экологической приуроченности некоторых видов, общих для обоих районов. Так, из числа характерных видов I группы Волго-Шошинского района *Goodyera repens* и *Linnaea borealis* в Зауралье встречаются во всех трех группах, *Calamagrostis epigeios* переходит в III группу, а *Campanula rotundifolia* оказывается приуроченной к литосерии. Четыре характерных вида I группы Люльво-Лозьвинского района в Московской области также меняют характер своей приуроченности — *Botrychium virginianum* встречается не в I, а в III группе, а *Calamagrostis arundinacea*, *Platanthera bifolia* и *Daphne mezereum* растут в Волго-Шошинском районе в I и II группах.

Как видно из предыдущего, сообщества, относящиеся к каждой из «флористических групп», весьма сходны по своему флористическому составу (по списку видов), но могут весьма сильно различаться по своей физиономии, определяемой составом доминант в каждом ярусе. Чем объяснить эти, не связанные с абиотическими факторами среды, различия?

Как уже говорилось, одной из задач, поставленных перед авторами, было выяснение хода демутационных смен установленных ими ассоциаций. Мы коснемся здесь

ТАБЛИ

Флористический состав лесных ассоциаций Люльво-Лозьвин

Виды	Флористические I Acco										
	Pinetum ledosum	Pinetum festucosum ovinae	Pinetum lycopodiosum anceptis	Pinetum vaccinosum N 1	Pinetum myrtillosum N1	Piceetum majanthemosum N1	Abiegnetum oxalidosum N1	Cembretum linnaeosum N1	Cembretum hylocomiosum N1	Cembretum nudum N1	Betuletum calamagrostidosum arundinaceae
a'. Abies sibirica	—[2]	—	+[2]	+	+	sp.	soc.	cop.$_3$	sp.	—	sol.
Picea obovata	—	+	+	+	cop.$_2$	soc.	cop.$_3$	+	+	+	sol.
Pinus silvestris	soc.	soc.	soc.	soc.	soc.	cop.$_1$	+	+	—	—	—
Spiraea media	sol.	sol.	sol.	+	+	+	—	—	—	—	+
Dryopteris linnaeana	+	+	+	+	+	sol.	sol.	+	+	+	sol.
Paris quadrifolia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	sol.
Rubus saxatilis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	sp.
Oxalis acetosella	—	+	+	+	sol.	sol.	cop.$_3$	sp.	sol.	+	+
Vaccinium vitis-idaea	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_3$	sp.	sol.	+	+	+	+	+
Linnaea borealis	sp.	sp.	sp.	sol.	sol.	+	sp.	cop.$_3$	sol.	+	+
и др. (всего 39 видов)											
b. Salix caprea	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Populus tremula	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
Lathyrus humilis	+	+	+	sp.	sp.	+	+	+	—	—	sol.
Hieracium vulgatum и др. (всего 15 видов)	+	+	+	+	+	sol.	+	+	+	+	+
c. Rubus melanolasius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Padus racemosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dryopteris austriaca	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Milium effusum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aconitum excelsum и др. (всего 12 видов)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
d. Lycopodium clavatum	sol.	sp.	sp.	sp.	sol.	sol.	+	+	+	+	+
Festuca ovina	sol.	cop.$_3$	sp.	sp.	sol.	sol.	+	+	+	—	sol.
Adonis sibiricus	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+
Pulmonaria mollissima	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	sol.
Antennaria dioica и др. (всего 20 видов)	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.	+	+	+	+	+	sol.
e. Dryopteris phegopteris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Calypso bulbosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pirola minor и др. (всего 7 видов)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
f. Thelycrania alba	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Athyrium crenatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lilium martagon	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stellaria holostea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Circaea alpina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cacalia hastata и др. (всего 85 видов)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

[1] *a* — виды, общие для всех ассоциаций района; *b*, *c* — виды, общие для двух флористических
[2] + — непостоянная незначительная примесь вида; — — полное отсутствие вида.

результатов этой работы лишь постольку, поскольку они имеют отношение к разбираемому вопросу.

Как и следовало ожидать, флористически родственные ассоциации оказываются связанными и в динамическом отношении. Так, в Люльво-Лозьвинском районе березняк с лесным вейником, березняк с *Saussurea controversa* и, наконец, березняк-костяничник представляют собой последовательные возрастные стадии одного и того же древостоя на более сухих и легких почвах (местообитания типа I). Напротив, березняк с вейником Лангсдорфа, возникающий на необоженных лесосеках на более влажных почвах среднего богатства (местообитания типа II), проходит затем стадию березняка аконитового и березняка с *Dryopteris linnaeana*. Возобновление ели приводит к смене как березняка-костяничника, так и березняка щитовникового двумя «конвергирующими» ассоциациями — Piceetum majanthemosum N 1 (в первом случае) и P. majanthemosum N 2 (во втором случае). Не приводя дальнейших примеров, скажем лишь, что в каждом из исследованных нами ботанико-географических районов все ассоциации, принадлежащие к одному демутационному ряду, относятся к одной и

ЦА 2

ского ботанико-географического района

группы ассоциаций	I	II										III				
ациации	Betuletum saussureosum controversae	Betuletum rubosum saxatilis	Pinetum vaccinlosum N2	Pinetum myrtillosum N2	Piceetum majanthemosum N2	Ablegnetum oxalidosum N2	Cembretum linnaeosum N2	Cembretum hylocomiosum N2	Cembretum nudum N2	Betuletum calamagrostidosum langsdorfii	Betuletum aconitosum	Betuletum dryopteridosum linnaeanae	Laricetum vaccinlosum	Piceetum aconitosum	Piceetum equisetosum pratensis	Ablegnetum oxalidosum N3	Padetum athyriosum crenati
	sol.	sol.	+	sp.	cop.$_1$	soc.	cop.$_1$	sp.	+	+	+	sp.	+	sp.	cop.$_1$	soc.	+
	sp.	cop.$_1$	+	sp.	soc.	cop.$_1$	sp.	+	+	+	cop.$_1$	cop.$_1$	+	soc.	soc.	cop.$_1$	sp.
	—	—	soc.	soc.	soc.	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	+	sp.	sp.	sol.	sol.	+
	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	+	—	—	sp.	cop.$_1$	cop.$_3$	sol.	sol.	sol.	sol.	cop.$_1$
	sol.	sol.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	sp.
	sp.	cop.$_2$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	sol.	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	sp.	cop.$_3$	sol.	+	+	+	+	+	+	sol.	sol.	cop.$_3$	sp.
	+	+	cop.$_3$	cop.$_1$	+	+	+	+	+	+	+	+	cop.$_3$	+	+	+	—
	+	+	sp.	+	sol.	sol.	cop.$_3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—
	sp.	cop.$_2$	+	+	+	+	+	+	—	sol.	sol.	sol.	—	—	—	—	—
	+	+	+	+	sp.	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	sol.
	—	—	+	+	+	+	+	+	+	sol.	sol.	sol.	+	sol.	sol.	sol.	soc.
	—	—	+	+	sol.	sol.	+	+	+	sol.	sp.	sol.	+	sol.	sol.	sol.	cop.$_1$
	—	—	—	+	sol.	sol.	+	+	+	+	+	+	+	sp.	sp.	sp.	sp.
	—	—	+	+	+	+	+	+	+	sp.	cop.$_3$	cop.$_1$	+	cop.$_3$	cop.$_2$	sp.	sp.
	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	sol.	sol.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	sol.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	sol.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	+	+	sol.	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
	—	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
	—	—	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	sol.	sol.	sol.	soc.
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	sp.	sol.	+
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	cop.$_1$	cop.$_2$
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+

групп, *d*, *e*, *f* — виды, свойственные только одной флористической группе.

той же флористической группе. В этом собственно нет ничего неожиданного, так как и флористический состав и динамические тенденции сообществ контролируются в конечном счете абиотическими факторами местообитания. Однако совпадение флористической и динамической группировок сообществ, обнаруживающееся повсюду на исследованных нами территориях, представляется существенным для практической работы. Оно позволяет использовать заранее выявленные для данного района характерные виды в качестве индикаторов, указывающих положение конкретного сообщества в динамической системе района.

Причины флористического сходства динамически связанных сообществ, делающего возможной такого рода индикацию, легко выясняются при детальном исследовании явлений «мозаичности» сообществ. Рубка и даже пожар редко полностью уничтожают растительный покров нарушенного ими сообщества. Уцелевшие фрагменты прежней ассоциации обычно оказываются вкрапленными в общий фон покрова вырубки или гари. В свою очередь при возникновении нового древостоя небольшие участки и фрагменты травянистой ассоциации надолго остаются и под пологом леса.

ТАБЛИЦА 3

Распределение лесных ассоциаций по флористическим группам в Люльво-Лозьвинском ботанико-географическом районе

Формация	Флористические группы ассоциаций		
	I	II	III
Laricetum	—	—	vacciniosum
Pinetum	ledosum festucosum ovinae lycopodiosum anceptis vacciniosum № 1 myrtillosum № 1	vacciniosum № 2 myrtillosum № 2	—
Piceetum	majanthemosum № 1	majanthemosum № 2	aconitosum equisetosum pratensis
Abiegnetum	oxalidosum № 1	oxalidosum № 2	oxalidosum № 3
Cembretum	linnaeosum № 1 hylocomiosum № 1 nudum № 1	linnaeosum № 2 hylocomiosum № 2 nudum № 2	—
Betuletum	calamagrostidosum arundinaceae saussureosum controversae rubosum saxatilis	calamagrostidosum langsdorffii aconitosum dryopteridosum linnaeanae	—
Padetum	—	—	athyriosum crenati

В бо́льших размерах то же происходит в дальнейшем, при смене пород. В результате, как, в частности, хорошо показывает картирование в маштабе 1 : 100 (рис. 1), почти на каждой стометровой пробной площадке, достаточно однородной на вид, можно обнаружить небольшие участки, фрагменты или хотя бы отдельные экземпляры видов нескольких «предыдущих» и «последующих» ассоциаций. Весьма велико также число мозаичных сообществ с таким соотношением площадей ассоциаций, что их приходится рассматривать как «переходные» между двумя ассоциациями одного и того же демутационного ряда (рис. 2). Благодаря мозаичности, свойственный данному местообитанию, набор видов в общих чертах сохраняется в течение всего цикла деструкции-демутации, хотя количественные соотношения видов неоднократно меняются самым резким образом.

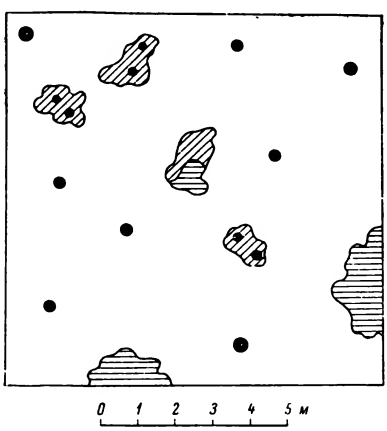


Рис. 1. Участок ассоциации *Tremuletum asperulosum* с фрагментами ассоциаций *T. caricosum pilosae* (косая штриховка) и *T. stellariosum holosteae* (горизонтальная штриховка). Клинско-Дмитровская гряда Московской обл., демутационный комплекс II.

Таким образом, территория каждого из исследованных нами районов (исключая пространства, охваченные процессами эндоэкогенеза) распадается на ландшафтно-топографические единицы, характеризующиеся одновременно флористически, экологически и динамически. Мы обозначаем такую пространственную единицу как демутационный комплекс, имея в виду, что он включает как тип местообитания, так и определяемую последним совокупность динамически связанных сообществ. При этом под «типом местообитания» приходится понимать комплекс абиотических факторов среды в пределах амплитуды, обеспечивающей «флористическую равноценность» местообитаний. Сильные, но сравнительно кратковременные и неравномерные в пределах данного пространства влияния, накладывающиеся на общий экологический фон и обусловленные сменяющимися в ходе сукцессии доминантами, создают в рамках

демутационного комплекса такое же разнообразие, какое наблюдается в каждый момент времени в физиономии самой растительности.

Факт существования реальной флористически однородной единицы сам по себе представляет, как нам кажется, некоторый интерес. Хочется, однако, обратить внимание на некоторые практические моменты. Опыт нескольких лет полевой работы показывает, что зная характерные виды демутационных комплексов данной местности, не составляет особого труда определить принадлежность любого сообщества к тому или иному демутационному комплексу. Наименьшая площадь участка, поддающегося этой процедуре, в различных случаях различна и варьирует от 1—2 до 200—300 м². Последняя цифра относится к одновозрастным пирогенным соснякам Зауралья. Обычно же эта площадь оказывается значительно менее 100 м². Понятно, что размер этой площади, которая по сути дела представляет собой ареал-минимум демутационного комплекса, зависит от фактической встречаемости характерных видов.

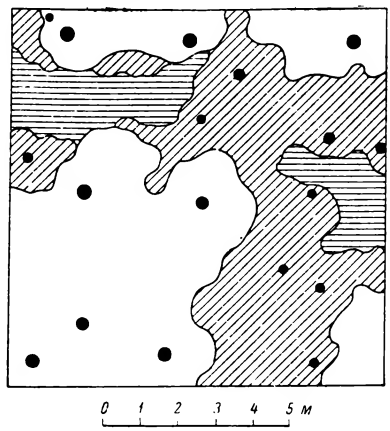


Рис. 2. «Мозаичное сообщество» в осинниках Клинско-Дмитровской гряды Московской обл. (демутационный комплекс II).
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Вполне реальным является также разграничение на местности территорий различных демутационных комплексов. Граница между ними, будучи, как правило, весьма сложной и извилистой (не говоря уже о сопровождающих ее мелких «островках»), все же оказывается достаточно резкой и легко поддается картированию. Извилистость этой границы, обычно обусловленная микрорельефом, нередко создает при поверхностном рассмотрении впечатление «переходной полосы» (рис. 3). Напротив, границы между ассоциациями, принадлежащими к одному и тому же демутационному комплексу, по большей части оказываются неясными и расплывчатыми. Это довольно естественно, учитывая их подвижность во времени и то, что при отыскании их приходится опираться не на присутствие, а на обилие видов.

Легкость разграничения на местности демутационных комплексов при помощи такого твердого критерия, как присутствие одних и отсутствие других видов, создает возможность для их использования в практической работе в качестве рабочих единиц при всякого рода территориальных биологических исследованиях. Первоначальное установление этих таксонов в неисследованном районе при достаточной ботанической подготовке исследователя занимает несколько дней интенсивной работы. Методика этой работы может быть весьма различной — описание экологических профилей в насаждениях, образованных каждой из имеющихся древесных пород, закладка большого числа небольших пробных площадок и т. п. Суть работы сводится в любом случае к выявлению единиц, обладающих характерными видами. Как показала специально произведенная проверка, при независимом выделении демутационных комплексов несколькими ботаниками в одном и том же районе результаты полностью совпадают.

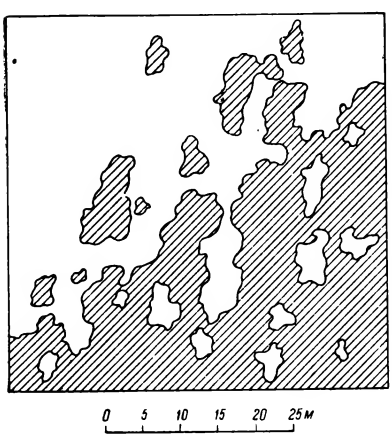


Рис. 3. Граница демутационных комплексов II (*штриховка*) и III в условиях хорошо выраженного микрорельефа. Верхне-Волжская низменность Московской обл.

Наиболее прямым и наглядным, хотя и весьма трудоемким путем к расчленению местности на демутационные комплексы, является картирование распределения видов на ограниченной территории с последующим наложением их топографических ареалов.

Естественно возникает вопрос о соотношении демутационного комплекса (как флористически определенной единицы) с таксономическими категориями франко-швейцарской геоботанической школы, которые, как известно, выделяются также по флористическому признаку. Если наша ассоциация более или менее соответствует «фации» Браун-Бланке (выделяется по доминантам и не имеет характерных видов), то демутационный комплекс, как единица, обладающая набором характерных видов, должен в принципе соответствовать «ассоциации» франко-швейцарской школы (Braun-Blan-

quet, 1951). Надо заметить, однако, что таксоны этой последней категории, описанные в известной нам литературе, по большей части не соответствуют по объему демутационному комплексу. Чаще всего они оказываются шире или уже последнего и почти всегда охватывают несколько аналогичных демутационных комплексов, принадлежащих различным ботанико-географическим районам. Это обстоятельство, выяснение причин которого не входит сейчас в наши задачи, обусловливает необходимость выделения в пределах ассоциации таксонов более низких рангов (субассоциаций и вариантов). Мы во всяком случае не могли обнаружить в рамках ботанико-географического района никаких реальных флористических таксонов, которые находились бы между нашей ассоциацией и демутационным комплексом.

В отечественной литературе демутационному комплексу (опять-таки в принципе) соответствуют «тип леса» украинской школы (Воробьев, 1953) и «тип леса» Б. П. Колесникова (1956). Однако описанные в литературе единицы этих категорий фактически не всегда совпадают с реальными демутационными комплексами, что, вероятно, объясняется недостаточным вниманием к флористическому составу сообществ.

В систематике сообществ англо-американской динамической школы не существует единицы, сколько-нибудь соответствующей демутационному комплексу (Clements, 1916; Tansley, 1953).

Все изложенное выше представляет собой, как уже говорилось, лишь краткое предварительное сообщение, в котором мы отнюдь не стремились к исчерпывающему изложению вопроса. Некоторые существенные стороны этой проблемы были оставлены в стороне сознательно, например вопрос о географизме демутационного комплекса, о ботанико-географическом районе, о соотношении демутационного и экогенетического комплексов и др. Мы хотели лишь привлечь внимание к факту существования реальной флористически-динамической единицы растительного покрова, которая в силу различных причин до сих пор оставалась вне поля зрения геоботаников. Между тем исследование в этом направлении кажется нам весьма перспективным.

Литература

Воробьев Д. В. (1953). Типы лесов европейской части СССР. — Колесников Б. П. (1956). Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. ДВФАН СССР, сер. бот., 2 (4). — Braun-Blanquet. (1951). Pflanzensoziologie, 2, 439. — Clements F. E. (1916). Plant succession. — Tansley A. G. (1953). The British Islands and their vegetation.

Ботанический сад
Московского государственного
университета
и
Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 28 XII 1960).

Индекс 582.736.739 : 581.174

Г. Я. Жукова

О КАЧЕСТВЕННОМ СОСТАВЕ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ПЛАСТИД ЗЕЛЕНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ КОНСКИХ БОБОВ

С 1 рисунком

За последнее время появился ряд работ, направленных на выяснение роли пластидного аппарата в зародыше и эндосперме растений, в том числе и роли зеленых пластид.

Наличие зеленого пигмента в тканях зародыша и эндосперма, т. е. в структурах, скрытых в глубине других тканей растения и не подвергающихся прямому солнечному освещению, отмечалось многими исследователями (Любименко, 1916; Netolitzky, 1926; Поддубная-Арнольди, 1952; Иоффе, 1952, 1957; Чернояров 1952; Кантор, 1955). Однако вопрос о биологической значимости этой пигментации до сих пор остается открытым.

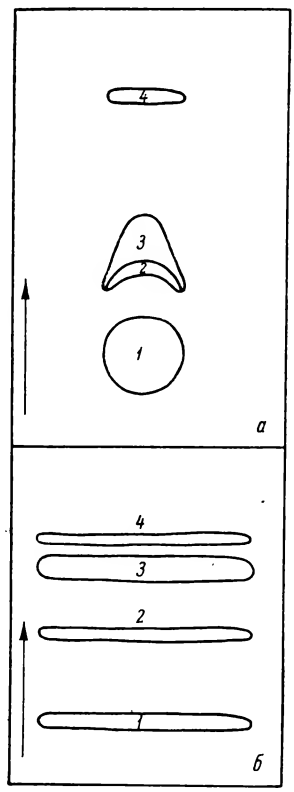
Данные биохимического анализа (Сисакян, 1951, 1956; Сисакян и Филиппович, 1955) показали, что зеленые пластиды являются ферментативно-активными структурами, играющими определенную роль во многих сторонах жизнедеятельности клетки (например, в белковом обмене, в фотосинтетическом фосфорилировании). Но хотя набор ферментов зеленых пластид несколько шире, чем это необходимо для ассимиляции углекислоты, основная функция хлоропластов заключается в осуществлении фотосинтетических реакций. Это дало основание В. А. Поддубной-Арнольди (1952) и М. В. Черноярову (1952) высказать следующее предположение. По их мнению, позеленение зародышей связано с тем, что зародыш не только накапливает питатель-

ные вещества, необходимые для его дальнейшего развития за счет материнского организма, но отчасти и сам осуществляет синтез органических веществ при помощи своего хлорофиллоносного аппарата. Это предположение нуждается в экспериментальной проверке.

В этом отношении интересна работа Т. С. Кантор (1955), которая показала, что в составе пигментов зеленого зародыша имеется хлорофилл, а не какой-либо иной пигмент, отличающийся, как считали Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко (1909), по своим свойствам от истинного хлорофилла. Более того, специально поставленными опытами Кантор было показано, что зеленые пластиды зародыша льна не только содержат хлорофилл, но и являются активными, способными к фотосинтетической деятельности структурами. Говоря о значении хлоропластов для развития семян, автор высказывает предположение, что их функция зависит от силы света, проникающего к зеленым зародышам: при слабом освещении в хлоропластах идут реакции превращения веществ и синтеза, а при сильном (свыше 39 000 люксов) — реакции фотосинтеза. Следует отметить, что опыты по определению фотосинтетической активности проводились на изолированных зародышах льна, что могло исказить естественную картину их метаболизма.

Таким образом, имеются уже первые попытки постановки опытов для выяснения функции хлоропластов в развивающемся семени. Но экспериментирование на эмбриональных тканях растительных организмов сталкивается с огромными трудностями. Действительно, постановка опыта для определения фотосинтетической активности хлоропластов зеленых зародышей непосредственно на материнском организме пока не представляется возможной, а опыты с изолированными зародышами ставят последние в условия, резко отличные от естественных, что требует критического отношения к получаемым результатам.

Одним из возможных подходов к разрешению вопроса о значении хлоропластов для формирующегося семени, как нам кажется, может послужить определение качественного состава пигментов зеленых пластид зародышей. Это даст возможность сопоставить пигментные комплексы заведомо фотосинтезирующих структур и структур зеленых зародышей с их предполагаемой способностью к фотосинтезу. Если обнаружатся какие-либо черты сходства, мы получим некоторые основания говорить и о сходстве в функциональном отношении. В самом деле, если считать хлорофиллоносный аппарат зеленых зародышей рудиментарным, утратившим свое физиологическое значение, или рассматривать хлорофилл в качестве запасного вещества в период развития репродуктивных органов (Гюббенет, 1951), то вряд ли можно ожидать, что пигментный комплекс зеленых зародышей будет сложным и еще менее вероятно, что по составу он окажется сходным с пигментами листа.



Одномерные хроматограммы пигментов пластид зеленых зародышей *Vicia faba*.

а — отделение каротина; *б* — разделение хлорофиллов «а» и «б». *1* — исходное пятно; *2* — хлорофилл «б»; *3* — хлорофилл «а»; *4* — каротин. *Стрелками* показано направление движения растворителя.

В связи с вышеизложенным нами был определен качественный состав пигментного комплекса зеленых зародышей. Для анализа пигментов использован метод бумажной хроматографии, который позволяет осуществить их качественное разделение. Материалом служили зеленые зародыши, извлеченные из семян конских бобов (*Vicia faba* var. *major* Harz.) незадолго до их созревания.

Пигменты экстрагировались из зародышей конских бобов путем настаивания в 96° этиловом спирте в течение 20 минут (до полного обесцвечивания исходного материала) с последующей фильтрацией через стеклянный фильтр. После экстракции пигменты из спиртового раствора переводились в эпифазный растворитель (петролейный эфир), так как анализ пигментов непосредственно из спиртовой вытяжки не дал желаемых результатов (в спиртовую вытяжку попадали какие-то вещества, которые препятствовали разгонке пигментов на хроматограмме). Пигменты, оставшиеся в спиртовом слое (в гипофазе), дальнейшему анализу не подвергались.

Хроматографирование петролейно-эфирного слоя производилось согласно методике, описанной в работе Д. И. Сапожникова, И. А. Бронштейн и Т. А. Красовской (1955).

В настоящей работе применялась одномерная восходящая хроматография. Был испытан целый ряд органических растворителей в смесях, с различным соотношением компонентов. Отделение каротина от хлорофиллов «а» и «б» удалось осуществить при

применении смеси петролейного эфира с бензолом в отношении 2 : 1 (см. рисунок, *а*). Что касается разделения хлорофиллов, то в условиях нашего опыта наиболее подходящей оказалась смесь этилового спирта с петролейным эфиром в отношении 1 : 20 (см. рисунок, *б*).

Как уже отмечалось выше, пигменты, оставшиеся в спиртовой вытяжке, при применении эпифазного растворителя не были разделены на хроматограмме. Однако есть все основания предполагать, что пигменты спиртового слоя являются ксантофиллами. В литературе имеется большое количество работ, свидетельствующих о том, что в процессе фотосинтеза принимают участие не только хлорофилл, но и каротиноиды, являющиеся необходимыми спутниками зеленых пигментов в пластидах. У исследователей, работающих над выяснением роли этих обязательных компонентов фотосинтетической пигментной системы, нет еще единого мнения. Гриффитс (Griffiths и др., 1955) считает, например, что желтые пигменты несут защитную функцию. Д. И. Сапожников с сотрудниками (1962) говорят о непосредственном участии определенной группы ксантофиллов в процессе фотосинтеза. По мнению этих же авторов, одно то обстоятельство, что ксантофиллы встречаются только у фотосинтезирующих организмов и не найдены у фоторедукторов, говорит об их участии в более полном использовании светового потока высшими растениями. Принимая во внимание приведенные литературные данные, своей ближайшей задачей мы считаем качественное разделение пигментов спиртового слоя; точное установление наличия ксантофиллов в составе пигментов зеленых зародышей послужило бы более надежным подтверждением их фотосинтетической деятельности.

Таким образом, данные бумажной хроматографии показали, что в вытяжке пигментов из зеленых зародышей *Vicia faba* содержатся хлорофилл «а», хлорофилл «б», каротин и предположительно ксантофиллы. Состав пигментов зеленых зародышей конских бобов оказался довольно сложным и в какой-то степени аналогичным набору пигментов фотосинтезирующих структур — хлоропластов листа. Это дает некоторые основания говорить о том, что хлоропласты зеленых зародышей выполняют немаловажные функции в процессе формирования семени, связанные с синтезом веществ. Анализ ксантофиллов позволит получить данные о составе и соотношении входящих в них компонентов и тем самым сделать более обоснованными наши предположения о возможной фотосинтетической деятельности хлоропластов формирующихся семян.

В заключение приношу глубокую благодарность М. С. Яковлеву за руководство настоящей работой, а также проф. Д. И. Сапожникову за консультацию по методике исследования.

Литература

Гюббенет Е. Р. (1951). Растение и хлорофилл. — Иоффе М. Д. (1952). О наличии хлорофилла в эндосперме крестоцветных. ДАН СССР, 82, 3. — Иоффе М. Д. (1957). Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 4. — Кантор Т. С. (1955). Об активности хлоропластов зародыша льна. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 23. — Любименко В. Н. (1916). О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. Акад. наук, сер. 8, 33, 12. — Монтеверде Н. А. и В. Н. Любименко. (1909). О зеленом пигменте внутренней оболочки семян некоторых *Cucurbitaceae* и его отношении к хлорофиллу. Изв. СПб. бот. сада, 9, 2—3. — Поддубная-Арнольди В. А. (1952). Исследование зародышей у покрытосеменных растений в живом состоянии. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 14. — Сапожников Д. И., И. А. Бронштейн и Т. А. Красовская. (1955). Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа, Биохимия, 20, 3. — Сапожников Д. И., З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, Т. Г. Маслова и О. Ф. Попова. (1962). К вопросу об участии каротиноидов в процессе фотосинтеза. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 15. — Сисакян Н. М. (1951). Ферментативная активность протоплазменных структур. — Сисакян Н. М. (1956). Химическая природа и биохимические функции пластид. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5, 6. — Сисакян Н. М. и И. И. Филиппович. (1955). О синтезе белка в изолированных хлоропластах. ДАН СССР, 102, 3. — Чернояров М. В. (1952). О зелености развивающихся зародышей. Изв. АН АрмССР, биолог. и с.-х. науки, 5, 7. — Griffiths M., W. Sistrom, G. Cohen-Bazire, R. Stanier a. M. Calvin. (1955). Function of carotenoids in photosynthesis. Nature, 176, 1955. — Netolitzky F. (1926). Handbuch zur Pflanzenanatomie.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 IV 1963).

Индекс 581.132

Д. Толибеков

СВЕТОВАЯ РЕАКЦИЯ ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ В РЕКОНСТРУИРОВАННОЙ СИСТЕМЕ

Сообщение 2

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В КАЧЕСТВЕ НОСИТЕЛЯ ЖЕЛТОЧНЫХ ЗЕРЕН

Ранее было показано (Сапожников и др., 1962), что в частично реконструированной системе наблюдается превращение виолаксантина в лютеин на свету. Эта система состояла из белково-липоидного носителя (этиолированные проростки ячменя) и пигментов, выделенных из листьев крапивы.

В настоящей работе, являющейся продолжением упомянутой, мы использовали в качестве белково-липоидного носителя желточные зерна куриного яйца. Желточные зерна представляют собой микроскопические образования, состоящие в основном из липопротеидов. Известно, что каротиноиды желтка куриного яйца состоят на 70% из лютеина, на 20—25% из зеаксантина и содержат небольшое количество каротина. В них совсем нет виолаксантина (Гудвин, 1954).

Было показано, что желточные зерна имеют форму почти правильного шара размером около микрона (Сапожников, 1948). При pH-10 происходит лизис этих зерен с образованием коллоидального опалесцирующего раствора желтоватого цвета. При воздействии на них ацетона имеет место коагуляция, денатурация и экстракция каротиноидов в ацетоновый раствор. Далее было показано, что фитохромопротеид, полученный посадкой хлорофилла на желточные зерна, обладал фотохимической активностью, о которой судили по восстановлению азотнокислого серебра на свету. В. Б. Евстигнеев и В. А. Гаврилова (1961) показали, что такой фитохромопротеид способен осуществлять фотосенсибилизирование окислительно-восстановительной реакции между аскорбиновой кислотой и метиловым красным.

Исходя из указанных свойств желточных зерен, для выяснения роли отдельных компонентов реконструированной системы в настоящей работе мы выбрали этот носитель.

Объект и методика

В качестве объекта мы использовали частично реконструированную систему, состоящую из липопротеидного носителя (желточные зерна) и пигментов, экстрагированных из листьев примулы (*Primula obconica*).

а) Получение желточных зерен. Желточные зерна мы получали следующим образом. В скорлупе свежего куриного яйца пинцетом прокалывались два отверстия на противоположных концах его. Через одно из них выпускался белок. После тщательной отмывки желтка от белка струей водопроводной воды его оболочка прокалывалась пинцетом и он сливался в высокий цилиндр с водой. Цилиндр сильно встряхивался несколько раз для равномерного диспергирования содержимого желтка. Для отделения желточных зерен от остальных частей желтка мы ставили цилиндр в темноту и давали желточным зернам свободно осаждаться на дно цилиндра. Через 1.5—2 часа на дне цилиндра образовался осадок желточных зерен. Жидкость над осадком отсасывалась при помощи пипетки, присоединенной к водоструйному насосу; наливалась новая порция воды, и осадок вновь встряхивался. Эта операция повторялась семь-восемь раз. Затем осадок желточных зерен окончательно суспендировался в определенном объеме дистиллированной воды.

б) Получение раствора пигментов в серном эфире. Свежесорванные листья примулы измельчались в гомогенизаторе с 55%-м водным раствором ацетона; для нейтрализации клеточного сока добавлялось небольшое количество двууглекислой соды. Полученная масса отжималась через двойной слой марли. К отжатой массе в стакане добавлялось такое количество ацетона, чтобы над нею оставался слой его в 2—3 см. После настаивания с ацетоном в течение 15 минут полученный раствор пигментов отделялся фильтрованием от мезги и переносился в делительную воронку, содержавшую серный эфир в количестве, равном объему ацетона. К смеси осторожно, по стенке добавлялась вода в количестве, равном половине объема смеси. В верхней фазе расслоившегося раствора находились пигменты в серно-эфирном растворе. Полученный раствор пигментов сгущался под вакуумом при 25—30°, сушился сернокислым натрием и сохранялся до употребления в запаянных пробирках на холоду и в темноте.

в) Получение водно-коллоидального раствора пигментов. К 5 мл сгущенного серноэфирного раствора пигментов прибавлялись равные объемы этилового спирта и воды. После встряхивания образуется раствор пигментов в смеси трех растворителей. Из раствора под вакуумом отгонялись спирт и эфир, и получался коллоидальный раствор пигментов в воде (Сапожников и Маслова, 1956).

г) Получение реконструированной системы. Были испытаны различные способы посадки пигментов на липопротеидный носитель: с фильтровальной бумаги, с опилок, из петролейно-эфирного раствора и из водно-каллоидальной суспензии.

Наиболее эффективным оказался следующий способ. 15 мл суспензии желточных зерен, полученных из двух яиц, центрифугировались при 3000 оборотов (750 g). Отделенные на центрифуге желточные зерна суспензировались в 5 мл водно-коллоидального раствора пигментов и встряхивались в течение 5—10 минут. Затем производилось повторное центрифугирование при 3—4 тыс. оборотов в течение 3 минут. После трехминутного центрифугирования на дне пробирки оседали темно-зеленые желточные зерна, а надосадочная жидкость имела слегка зеленоватый цвет пигментов, не связанных с липопротеидом. После декантации жидкости над осадком желточные зерна суспендировались в водном растворе фосфатного буфера при pH-6.9. Такая суспензия использовалась для опытов.

Была поставлена серия опытов с целью выяснения действия света на соотношение ксантофиллов в реконструированной системе. Результаты сведены в таблицу.

Действие света на содержание лютеина и виолаксантина в реконструированной системе (температура 10—12°, освещенность 60 тыс. люкс, опыты 1962 г.)

(Содержание ксантофиллов вычислено на единицу хлорофилла)

Номер опыта	Дата опыта	Условия опыта	Процентное содержание ксантофиллов		Разность процентного содержания
			лютеин	виолаксантин	
1	31 III	Свет	72.9	27.1	45.8
		Темнота	67.5	32.5	35.0
2	1 IV	Свет	63.5	36.5	27.0
		Темнота	58.8	41.2	17.6
3	5 IV	Свет	66.3	33.7	32.6
		Темнота	60.5	39.5	21.0
4	7 IV	Свет	65.1	34.9	30.2
		Темнота	61.5	38.5	23.0
5	9 IV	Свет	70.5	29.5	41.0
		Темнота	66.6	33.4	33.2
6	11 IV	Свет	60.1	39.9	20.2
		Темнота	55.5	44.5	11.0

Как видно из данных, приведенных в таблице, разность процентного содержания лютеина и виолаксантина на свету больше. Хотя световой эффект реакции и невелик, но он наблюдался во всех шести опытах этой серии.

Таким образом был получен определенный световой эффект превращения виолаксантина на искусственно реконструированной системе, состоящей из липопротеидного носителя (желточные зерна) и водно-коллоидального раствора пигментов.

Литература

Гудвин Т. (1954). Сравнительная биохимия каротиноидов. — Евстигнеев В. Б., В. А. Гаврилова. (1961). О способности искусственного липопротеидного комплекса хлорофилла к сенсибилизации окислительно-восстановительных реакций. Биофизика, VI, 5. — Сапожников Д. И. (1948). Получение искусственного фитохромопротеида. ДАН СССР, XII, 5. — Сапожников Д. И. и Т. Г. Маслова. (1956). К вопросу о состоянии хлорофилла в листьях зеленых растений. Тр. БИНа, сер. IV, XI. — Сапожников Д. И., З. М. Эйдельман, Д. Толибеков и А. Ходжаев. (1962). Превращение ксантофиллов в частично реконструированных системах. Бот. журн., 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 II 1963).

Г. А. Халин

ВЛИЯНИЕ РЕЖИМОВ ЗАКАЛИВАНИЯ НА МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ КОРМОВЫХ ЗЛАКОВ

Изучение условий, обеспечивающих наилучшую закалку растений к морозу, имеет важное значение при создании высокоурожайных зимостойких сортов.

Объектами при изучении закаливания растений в основном служили озимые культуры (Newton, 1924; Туманов, 1931) и древесные породы (Туманов, Красавцев, 1955). Вопрос об условиях закаливания, которые могут резко повышать морозостойкость кормовых злаков, еще не изучен.

Известно, что развитие кормовых злаков подчинено сезонному ритму изменений внешних условий (температуры, длины дня и др.).

Наиболее важными для развития стойкости растений к морозу являются осенние условия выращивания, в которых проходит процесс закаливания. Кроме того, для древесных растений было установлено, что закаливание наблюдается и при сильных морозах (Туманов, 1957, 1959а, 1959б). Оказалось, что процесс отнятия воды от плазмы клеток льдом, образующимся в межклетниках (обезвоживание), является полезным, так как защищает протоплазму от образования в ней льда. Результаты этих опытов также показали, что медленное снижение отрицательных температур при закаливании древесных растений обеспечивает постепенное отнятие воды от клетки; чем медленнее идет охлаждение, тем более плавно происходит процесс обезвоживания и растения лучше закаливаются (Туманов, 1960).

В отличие от древесных растений, которые подвергаются непосредственному воздействию мороза, кормовые злаки, обычно зимующие под снежным покровом, не испытывают столь резких колебаний температуры воздуха зимой. Для них снеговой покров является хорошей защитой от холода.

Согласно имеющимся данным, на выживаемость кормовых злаков непосредственно влияет не температура воздуха, а температура почвы на глубине залегания узла кущения. Некоторыми исследованиями (Колосова, 1941) было установлено, что узлы кущения кормовых злаков у сохранившихся после перезимовки растений были расположены в среднем на 4—5 мм глубже, чем у погибших.

Известно, что минимальная температура почвы на глубине залегания узла кущения обычно не испытывает столь резких колебаний, как температура воздуха. Но на территории СССР бывают иногда особенно суровые зимы, когда гибель растений, в том числе и кормовых злаков, достигает огромных размеров. Значительная гибель некоторых видов многолетних кормовых злаков в Ленинградской области отмечалась в 1928, 1932 и 1939 гг. (Соловьев, 1941, 1948).

В условиях Ленинградской области не исключена возможность снижения минимальной температуры почвы на глубине узла кущения до —15, —16° (Шульгин, 1962). В опытах с искусственным удалением снежного покрова зимой 1939—1940 гг. в Овцыне (Ленинградская область) в почве на глубине узла кущения наблюдалась температура от —17 до —20° в течение 14 суток (Яковлев, 1960).

В 1960—1962 гг. мы изучали морозостойкость у кормовых многолетних злаков в зависимости от длины дня и режимов закаливания. В предварительных опытах было установлено, что летом в период роста они повреждаются и гибнут при температуре от —3 до —8°. После осенне-зимнего закаливания в естественных условиях их морозоустойчивость заметно повышается.

Представляло интерес выяснить, при каких условиях закаливания к морозу отрицательными температурами развивается наиболее высокая морозостойкость.

Для установления предельно низких температур, при которых может нормально протекать процесс закаливания к морозу, а также с целью выяснения роли продолжительности и скорости снижения отрицательных температур для повышения морозостойкости кормовых злаков, выращенных на разной длине дня, был проведен ряд опытов.

Работа проводилась в Пушкинских лабораториях Всесоюзного института растениеводства (ВИРа) на экспериментальном участке Отдела физиологии растений под руководством проф. В. И. Разумова.

Методика

Объектами исследования были два вида многолетних кормовых злаков: *Bromus inermis* Leyss. (костер безостый 'Моршанский 760') и *Phleum pratense* L. (тимофеевка луговая 'Марусинская 297'), отличающиеся очень высокой зимостойкостью.

Семена злаков были высеяны 20 VI 1961 в посевные ящики, наполненные землей. После появления всходов и до наступления зимы растения разных вариантов выращивались на непрерывном и 10-часовом дне.

Среднедекадные и среднемесячные температуры приземного слоя воздуха в период выращивания и осенне-зимнего естественного закаливания в 1961—1962 гг. приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Температура воздуха (в °С) в период выращивания и естественного закаливания кормовых злаков

Месяцы	Декады			Средняя за месяц	Месяцы	Декады			Средняя за месяц
	I	II	III			I	II	III	
Июнь	19.0	20.4	15.9	18.4	Ноябрь	3.5	—3.5	—0.6	—0.2
Июль	18.0	21.6	17.8	19.1	Декабрь	— 1.8	—8.4	—11.6	—7.5
Август	18.5	14.4	13.7	15.5	Январь	— 1.5	—1.6	— 9.0	—4.0
Сентябрь	9.9	9.8	7.3	9.0	Февраль	— 4.2	—5.6	— 1.6	—2.1
Октябрь	7.3	7.3	5.5	6.7	Март	—11.2	—8.9	— 6.4	—8.7

Перезимовка растений происходила под снежным покровом, который установился 29 ноября и сохранялся до 5 апреля, достигая в марте 41 см.

Самая низкая среднесуточная температура почвы в посевных ящиках на глубине узла кущения злаков в зимний период была —5.2°, обычно она колебалась около —1°.

Замораживание опытных растений производилось в январе—феврале 1962 г. в холодильной камере «Nema», позволяющей точно поддерживать нужный температурный режим.

Температурные режимы, воздействию которых растения подвергались перед замораживанием (при температурах от —10 до —40°), показаны в табл. 2.

Температурные режимы различались по скорости снижения температуры (до температуры замораживания).

ТАБЛИЦА 2

Влияние различных режимов закаливания отрицательными температурами на морозостойкость кормовых злаков, выращенных на длинном (24 часа) и коротком дне (10 часов) и получивших естественную закалку в осенне-зимний период 1961—1962 гг.

Температура замораживания в течение 36 часов (в °С)	Величина и скорость снижения температуры									
	от —1° до температуры замораживания; быстрое (сразу)		от —1° до испытуемой температуры замораживания; со средней скоростью 0.5° в час		от —3 до —10° за 3 суток		от —1 до —10° за 6 суток		от —6 до —10° за 6 суток	
					затем снижение температуры на 5° через каждые 36 часов до достижения температуры замораживания					
	длина дня (в часах)									
	24	10	24	10	24	10	24	10	24	10
	процент растений, выживших после замораживания									
Костер безостый 'Моршанский 760'										
—10	42.3	81.5	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
—15	0.0	12.5	19.2	89.3	77.4	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
—20	0.0	0.0	0.0	40.0	4.4	100.0	33.3	100.0	48.8	100.0
—25	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.0	0.0	100.0	0.0	100.0
—30	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	77.3	0.0	95.3
—35	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	29.5	0.0	65.0
—40	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.8
Тимофеевка луговая 'Марусинская 297'										
—10	3.6	38.1	48.3	100.0	45.8	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
—15	0.0	0.0	0.0	44.8	8.0	100.0	41.7	100.0	46.0	100.0
—20	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	0.0	27.8	0.0	40.0
—25	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.3

Промораживание при той или иной температуре во всех опытах длилось 36 часов; этого было вполне достаточно для определения стойкости растений к морозу.

Определение морозоустойчивости производилось после медленного оттаивания растений и месячного отрастания в теплице путем подсчета числа выживших особей. В опытах с отрастанием растений в естественных условиях учет их, а также отдельных побегов производился после массового выколашивания (10 VII 1962).

Результаты исследований

Данные о влиянии различных режимов закаливания на морозостойкость кормовых злаков приведены в табл. 2, из которой видно, что наибольшая морозостойкость у них развивается после медленного снижения температуры от —1° или от —6 до —10° в течение шести суток. При этом, после воздействия мороза от —35 до —40° выжило 29.5—20.8% растений костра безостого, выращенных на коротком дне.

При меньшей продолжительности периода снижения температуры от —3 до —10° (в течение 3 суток), а также при снижении температуры от —1° до испытуемой, со средней скоростью 0.5° в час, морозостойкость кормовых злаков была значительно ниже, особенно в последнем варианте режима закаливания.

Быстрое промораживание растений при снижении температуры сразу от —1 до —10° сильно повреждало растения, а при еще более резком снижении температуры от —1 до —15, —20° растения полностью вымерзали. Очевидно, что быстрое снижение температуры до —10, —15° не благоприятно для закаливания.

Однако быстрое снижение температуры от —1 до —6° в начале лабораторного закаливания не оказывало столь вредного влияния на растения; это объясняется тем, что воздействие температуры воздуха —6° на почву, а затем и на узлы кущения злаков сказывается постепенно, охлаждение происходит медленно в течение нескольких часов. При этом растения после промораживания при —10° выживали на 100%, как и при более плавном снижении температуры от —1 до —10° в течение 6 суток.

Промораживание растений в условиях более низких температур показало, что при снижении температуры от —1 до —10° в течение 6 суток морозостойкость повышалась несколько меньше, чем при снижении от —6 до —10° при той же самой продолжительности закаливания. Следовательно, для наилучшего закаливания кормовых злаков к морозу в зимний период наибольшее значение имеет постепенное продолжительное снижение температуры от —6 до —10°.

Зимнее промораживание злаков при различных температурных режимах также показало, что их закаливание происходит с различной скоростью в зависимости от вида растений и их физиологического состояния перед уходом в зиму, обусловленного выращиванием при разной длине дня.

Оказалось, что при одном и том же режиме закаливания морозостойкость костра безостого была значительно выше, чем тимофеевки луговой.

Морозостойкость кормовых злаков, выращенных на 10-часовом дне, была выше, чем после выращивания растений на непрерывном дне.

Кроме того, выяснилось, что при более продолжительном закаливании (в течение 6 суток) эти различия были бо́льшими, чем при менее продолжительном (в течение 3 суток и снижении температуры со средней скоростью 0.5° в час) и быстром промораживании. Так, например, после снижения температуры от —1 или —6° до —10° в течение 6 суток растения, выращенные на 24-часовом дне, полностью вымерзли после промораживания при —25° (костер безостый) и —20° (тимофеевка луговая). В то же время после выращивания на 10-часовом дне костер безостый в одном варианте полностью погиб лишь при —40°, а в другом, по-видимому, при еще более низкой температуре, так как при —40° сохранилось некоторое количество живых растний (20.8%). Тимофеевка луговая, выращенная на 10-часовом дне, при указанных режимах закаливания полностью вымерзла при более высоких температурах (—25—30°). При продолжительном закаливании растений отрицательными температурами (в течение 6 суток) морозостойкость костра безостого, выращенного на 10-часовом дне, была на 15—20° выше, чем после выращивания на 24-часовом дне; для тимофеевки луговой, соответственно, разница в морозостойкости составляла 5—10°.

В то же время при менее продолжительном и быстром промораживании различия в морозостойкости в зависимости от длины дня были меньшими.

В другом опыте определение морозостойкости кормовых злаков, выращенных при разной длине дня, производилось после естественного осенне-зимне-весеннего закаливания при наличии обычного снегового покрова и в условиях искусственного бесснежья (перезимовка в открытом вегетационном домике на вагонетках).

Лабораторное промораживание растений производилось 20 III 1962 путем медленного снижения температуры (в течение 3 суток —10°, затем снижение на 5° через каждые 36 часов до испытуемой температуры промораживания —25°).

Результаты определения морозостойкости 10 VII 1962 показали (табл. 3), что после медленного естественного охлаждения и лабораторного замораживания при —25° как костер безостый, так и тимофеевка луговая, выращенные в условиях 24-часового дня, независимо от наличия или отсутствия снежного покрова в зимнее время вымерзли полностью.

ТАБЛИЦА 3

Влияние лабораторного закаливания (с 20 III 1962) на морозостойкость кормовых злаков, выращенных на длинном (24-часовом) и коротком (10-часовом) дне и получивших различную естественную закалку в период перезимовки 1961—1962 гг.

Условия перезимовки до 20 III 1962	Температура почвы на глубине узла кущения злаков (в °С)		Всего растений в опыте		Процент выживших			
					растений		побегов	
	минимальная среднесуточная, за всю зиму	перед началом лабораторного замораживания			после закаливания при —10° в течение 3 суток и последующего снижения температуры на 5° через каждые 36 часов до испытуемой температуры промораживания (—25°)			
			длина дня (в часах)					
			24	10	24	10	24	10
Костер безостый 'Моршанский 760'								
Под снегом	— 5.2	—2.1	23	26	0.0	53.9	0.0	39.5
Без снега	—18.0	—8.2	29	23	0.0	100.0	0.0	73.8
Тимофеевка луговая 'Марусинская 297'								
Под снегом	— 5.2	—2.1	25	25	0.0	0.0	0.0	0.0
Без снега	—18.0	—8.2	22	22	0.0	72.7	0.0	71.1

Однако эти же растения, выращенные в условиях 10-часового дня, при таком же закаливании и промораживании большей частью сохранились и выжили.

Как видно из табл. 3, после перезимовки под снежным покровом и промораживания при —25° сохранилось 53.9% живых растений костра безостого, а тимофеевка луговая при этом полностью вымерзла. В то же время после перезимовки без снежного покрова, а следовательно, и менее резкого снижения отрицательной температуры (до температуры промораживания), растения костра безостого выжили на 100%, а тимофеевки луговой на 72.7%, т. е. приобрели более высокую морозостойкость, чем при перезимовке под снежным покровом.

Выводы

1. Исследования показали, что медленное снижение температур от —1 или —6° до —10° в течение 6 суток зимой имеет большое значение для развития стойкости кормовых злаков к морозу (костер безостый, тимофеевка луговая).

2. Наилучшие условия для закаливания кормовых злаков складываются при постепенном продолжительном снижении отрицательных температур и выращивании их в условиях короткого осеннего дня.

3. Резкое снижение температуры от —1, —2° до —10° сильно повреждало слабо закаленные растения и значительно снижало их способность к выживанию после замораживания. Следовательно, температура —10° в зависимости от скорости и продолжительности снижения температур при закаливании может выступать как фактор, повреждающий растения или как условие, способствующее закаливанию и повышению их морозостойкости.

Литература

Колосова А. В. (1941). О зимостойкости многолетних трав. Вестн. кормодобыв., 2. — Соловьев Ф. Я. (1941). Провокационные фоны при селекции многолетних трав на зимостойкость. В сб. работ Ленингр. обл. с.-х. опытн. станц. животновод., 18. — Соловьев Ф. Я. (1948). Хозяйственная ценность сортов многолетних трав. В сб. работ Ленингр. обл. с.-х. опытн. станц. животновод., 19—20. — Туманов И. И. (1931). Закаливание озимых растений к низким температурам. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 25. — Туманов И. И. (1957). Станция искусственного климата. Вестн. АН СССР, 10. — Туманов И. И. (1959а). Советский фитотрон. Природа, 1. — Туманов И. И. (1959б). Первый год ра-

боты советского фитотрона. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Туманов И. И. (1960). Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. В сб.: Физиолог. устойч. раст. Тр. конф. 3—7 марта 1959 г. — Туманов И. И. и О. А. Красавцев. (1955). Морозостойкость древесных растений. Физиолог. раст., 2, 4. — Шульгин А. М. (1962). Особенности климатических условий зимнего периода на юге СССР и их учет в селекции озимых пшениц. В сб.: Методы селекции зимостойких пшениц. — Яковлев Н. Н. (1960). Причины гибели озимой пшеницы при перезимовке. В сб.: Зимостойкость сельскохозяйственных культур. — Newton R. I. (1924). Colloidal properties of winter wheat plants in relation to frost resistance. Journ. Agric. Sci., 14.

Всесоюзный институт
растениеводства,
Ленинград.

(Получено 19 II 1963).

Индекс 582.57 : 581.543(574.3)

Т. А. Попова

ФЕНОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ЛИЛИЕЦВЕТНЫХ В ЦЕНТРАЛЬНОМ КАЗАХСТАНЕ

С 1 рисунком

Изучение фенологического развития растений из порядка лилиецветных проводилось летом 1958—1961 гг. на стационарном участке Ботанического и Зоологического институтов АН СССР.

Стационар расположен в юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника, в среднем течении р. Талды-Манака, в 40 км к юго-западу от железнодорожной станции Жана-Арка Карагандинской области, в подзоне опустыненных степей.

Фенологические наблюдения проводились по методике, изложенной З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1960).

Краткая характеристика природных условий и растительности пустынно-степного стационара дана Е. И. Рачковской (1961). Здесь следует остановиться лишь на климатической характеристике района наблюдений. Метеорологические данные были получены нами на Жана-Аркинской метеостанции. Климат континентальный. Зима суровая, малоснежная (среднемесячная температура воздуха января —15.7°). Среднемесячные температуры отрицательные в течение пяти месяцев в году (с ноября по март). Лето сухое и жаркое (среднемесячная температура воздуха июля 21°). Весна и осень непродолжительные, с неустойчивой погодой. Заморозки наблюдаются до конца мая весной и с третьей декады сентября осенью. Среднегодовое количество осадков 237 мм. Распределяются они в течение года неравномерно. Максимальное количество осадков приходится на летние месяцы, но из-за сильной испаряемости этот период является засушливым. Для района наших исследований очень характерна изменчивость метеорологических факторов в различные годы. В период исследований наиболее контрастными по погодным условиям были 1960 и 1961 гг. Весна 1960 г. наступила поздно, вегетация началась в середине апреля. Лето было сравнительно влажным. В течение мая—июля выпало 116 мм осадков. Самая высокая среднемесячная температура воздуха отмечена для июня (18.7°). 1961 г. — самый засушливый из четырех лет наблюдений. Рано наступившая весна (вегетация началась в конце марта—начале апреля) и лето были засушливыми. В течение мая—июля выпало 56 мм осадков, т. е. вдвое меньше чем в 1960 г. Самая высокая среднемесячная температура воздуха отмечена в июле (19.9°).

Полынно-дерновиннозлаковые (белополынно-ковылковые и белополынно-тырсиковые) степи, являющиеся здесь зональным типом растительности, занимают слегка наклонные, хорошо дренированные шлейфы сопок. Каменистые склоны и вершины сопок покрыты полынными (белополынными и холоднополынными) сообществами с петрофитным разнотравьем и большим количеством эфемеров и эфемероидов. К логам и межсопочным ложбинам приурочены заросли кустарников *Lonicera tatarica*, *Caragana balchaschensis*, *Spiraea hypericifolia*, *Rosa* sp.). Пустынные группировки засоленных местообитаний равнин и склонов представлены черно полынными, биюргуновыми, кокпековыми и тасбиюргуновыми сообществами. В сложении многих сообществ принимают участие виды, относящиеся к порядку лилиецветных. Нами в пределах стационарного участка отмечено 25 видов, принадлежащих к девяти родам трех семейств порядка лилиецветных (см. таблицу). Особенно заметным становится однодольное разнотравье во время цветения.

Список и феногруппы лилиецветных пустынностепного стационара

Семейство	Род и вид	Группа по ритму фенологического развития
Liliaceae—лилейные	*Allium caesium* Schrenk	Гемиэфемероид
	A. decipiens Fisch.	Эфемероид
	A. delicatulum Siev.	Гемиэфемероид
	A. galanthum Kar. et Kir.	Длительновегетирующее [2]
	A. lineare L.	»
	A. pallasii Murr.	Эфемероид
	A. praescissum Rchb.	Длительновегетирующее [1]
	A. strictum Schrad.	Длительновегетирующее [2]
	A. turkestanicum Rgl.	Длительновегетирующее [1]
	Asparagus brachyphyllus Turcz.	Длительновегетирующее
	A. officinalis L.	»
	Eremurus altaicus (Pall.) Stev.	Эфемероид
	Fritillaria meleagroides Patrin.	»
	Gagea bulbifera (Pall.) Roem. et Schult.	»
	G. graminifolia Vved.	»
	G. mirabilis Grossh.	»
	G. ova Stapf.	»
	G. pusilla (Schmidt) Roem. et Schult.	»
	Rhinopetalum karelini Fisch.	»
	Tulipa altaica Pall.	»
	T. biflora Pall.	»
	T. patens Agardh.	»
Amaryllidaceae — амариллисовые	*Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem. et Schult.	»
Iridaceae — касатиковые	*Iris halophila* Pall.	Длительновегетирующее [2]
	I. scariosa Willd.	»

Примечание. Цифры 1, 2 обозначают подгруппу (см. текст).

Весной, в конце апреля—начале мая, цветущие тюльпаны, гусиные луки, ирисы и некоторые виды луков создают красочные аспекты. По склонам сопок, особенно по склонам северной экспозиции, в белополынных, сублессингианово-полынных, ковыльно-полынных сообществах с *Caragana balchaschensis* и *Spiraea hypericifolia* набор видов однодольного разнотравья наиболее велик, обилие их также значительно. И хотя время цветения этих видов не полностью совпадает благодаря растянутости фаз цветения, склоны сопок в весенний период принимают вид пестрых ковров. Среди сиреневато-белых (*Tulipa patens* и *T. biflora*) и желтых (*T. altaica*) цветков тюльпанов выделяются куртинки *Iris scariosa*, цветки которого по окраске околоцветника могут сильно варьировать (от почти чисто белого до сиреневого и ярко-синего). Цветки гусиных луков (*Gagea pusilla* и *G. bulbifera*), хотя и мелки, но все же выделяются яркой желтой окраской.

На засоленных равнинах в чернополынниках, кокпечниках, биюргунниках набор видов однодольных беднее. Часто из цветущих видов встречается лишь один (*Tulipa biflora* или *T. patens*), иногда эти виды присутствуют вместе. Обилие же их в пустынных группировках огромно (до 250—350 разновозрастных экземпляров на 1 кв. м, из которых 5—12% являются генеративными).

В степных плакорных сообществах снова увеличивается набор видов (*Tulipa patens*, *Gagea pusilla*, *G. bulbifera*, *Iris scariosa*), но обилие их значительно уменьшается не только по сравнению с пустынными группировками, но и с сообществами склонов сопок.

На природниковых луговинах в первой половине мая расцветает рябчик (*Fritillaria meleagroides*). Его темные буро-фиолетовые цветки красиво выделяются на фоне яркой весенней зелени луговин. У некоторых лилиецветных (у большинства видов лука, эремуруса, спаржи и др.) в это время только начинается отрастание цветоносных побегов или появляются лишь вегетативные части растений.

Летом, в июне—июле, тюльпаны, гусиные луки и другие раноцветущие однодольные становятся малозаметными. Их листья засыхают, а генеративные побеги с плодами желтеют и не выделяются на общем зеленовато-желтом фоне. На смену им во многих сообществах кокпека, черной полыни, биюргуна приходят незаметные весной *Allium caesium*, *A. delicatulum*. *A. caesium* встречается в большинстве пустынных группировок

в большом обилии (до 14—16 генеративных особей на 1 кв. м) и во время цветения создает красивый голубой аспект. *A. delicatulum* тяготеет к подобным же сообществам и встречается в них или вместе с *A. caesium* или без него в меньшем обилии (рассеянно или единично); аспекта обычно не создает, тем более, что его немногоцветковые соцветия образованы малозаметными грязно-розовато-белыми цветками. В это же время на вершинах и в верхних каменистых частях склонов сопок расцветает *Allium galanthum*, образующий иногда почти чистые луковые сообщества, но чаще являющийся соэдификатором в полынно-луковых и луково-холоднополынных сообществах. Заметную роль играет *A. galanthum* в петрофитноразнотравно-злаковых с кустами терескена (*Eurotia ceratoides*) и в полынно-терескеновых сообществах. В период цветения этого лука сообщества, образованные им или в сложении которых он принимает большое участие, становятся белыми (листочки околоцветника *A. galanthum* молочно-белого цвета) и резко выделяются на фоне сопок. Одновременно с *A. galanthum* распускаются яркие розовато-сиреневые цветки другого лука — *A. turkestanicum*, обитающего на каменистых склонах часто вместе с *A. galanthum*. Туркестанский лук встречается обычно в меньшем обилии. В конце июля среди зарослей *Spiraea hypericifolia* в нижней части склонов, в межсопочных ложбинах и в западинах на солонцеватых светлокаштановых и луговокаштановых почвах аспект создает *Allium lineare*; головки его соцветий красивого сиреневато-розового цвета. В одно время с *A. lineare* или даже несколько позднее, когда некоторые из однодольных уже обсеменились, а другие обсеменяются или по крайней мере образовали плоды, на засоленных почвах вблизи родников (обычно на местах родниковых стоков) в бескильницевых, селитрянополынно-бескильницевых, бескильницево-селитрянополынных и вострецово-селитрянополынных сообществах раскрываются блестящие розовые цветки *A. praescissum*. Из-за рыхлости и немногоцветковости соцветия *A. praescissum* даже при большом обилии не создает бросающегося в глаза аспекта.

Не каждый год однодольные создают красочные аспекты, образуя большое количество генеративных побегов. В отдельные годы цветущих экземпляров бывает мало. Это может быть вызвано неблагоприятными метеорологическими условиями или в период подземного формирования генеративных побегов — осенью предыдущего года или в период надземного роста и развития цветоносных побегов весной. В годы с ранней сухой весной с высокой температурой воздуха многие генеративные побеги засыхают, не достигнув фазы цветения или даже бутонизации. От поздних весенних заморозков (в конце мая) сильно страдают нежные отрастающие цветоносные побеги *Eremurus altaicus*. Из четырех лет наблюдений генеративные побеги эремуруса остались неповрежденными лишь в 1961 г.

Из сказанного выше видно, что лилиецветные района наших наблюдений имеют различные ритмы фенологического развития и могут быть отнесены к трем основным группам — группе эфемероидов, гемиэфемероидов и длительновегетирующих растений (см. таблицу).

Первая группа (эфемероиды) наиболее многочисленна; из 25 видов 14 отнесены нами к ней. Все они (кроме *Eremurus altaicus*) являются луковичными. Растения группы эфемероидов имеют короткий период вегетации: от момента стаивания снега до середины мая—июня. Подсыхание листьев у вегетативных экземпляров некоторых видов (*Gagea pusilla*, *G. graminifolia*, *G. bulbifera*, *Tulipa biflora*, *T. patens*) начинается уже с 10—15 мая, а в наиболее засушливые годы с первых чисел мая. На генеративных побегах подсыхание листьев начинается несколько позже. К 15 июня листья как вегетативных, так и генеративных побегов растений, вступивших в фазу плодоношения, окончательно засыхают. Цветоносные побеги принимают желтоватую окраску и в нижней части начинают подсыхать. Вступление в фазу обсеменения происходит в промежутке между 1 июня и 10 июля. Генеративные побеги к этому времени полностью засыхают и обсеменение происходит, когда растение находится уже в фазе летнего покоя. Осеннего отрастания побегов у эфемероидов, обычно, не происходит. Замещающая луковица к осени образует корешки длиной до 4—5 см и побег, достигающий 3—5 см в высоту и находящийся в почве в 1—3 см от ее поверхности. У отдельных особей *G. pusilla* и *G. bulbifera* росток показывается над почвой. Вегетативные экземпляры в это время несут один свернутый листочек, а генеративные — полностью сформированный зачаточный цветоносный побег, находящийся внутри свернутых листьев. Все лилиецветные из группы эфемероидов по степени сформированности побегов в почках возобновления относятся к группе растений, у которых генеративный побег следующего года сформирован полностью уже с осени, т. е. к первой группе, по И. Г. Серебрякову (1952). В связи с непродолжительностью периода вегетации все фенологические фазы эфемероиды проходят в короткие сроки, и только фазы плодоношения с сухим стеблем и обсеменения могут быть растянуты. К группе эфемероидов мы относим *Eremurus altaicus* и *Allium pallasii*, хотя во влажные годы начало обсеменения этих видов отодвигается на середину июля, а основания листьев эремуруса продолжительное время (до начала июля) могут оставаться зелеными. Таким образом, *Eremurus altaicus* и *Allium pallasii* должны быть отнесены к переходной группе от эфемероидов к гемиэфемероидам.

К группе гемиэфемероидов относятся два вида (*Allium caesium* и *A. delicatulum*). Это луковичные растения. Период их вегетации несколько более продолжителен, чем у эфемероидов — до начала июля. Подсыхание листьев вегетативных особей происходит в конце мая—первой половине июня, а в сухие годы в первой половине мая. В начале

июля генеративные побеги большинства растений этой подгруппы начинают подсыхать, причем подсыхание идет более медленно, чем у представителей эфемероидов. Обсеменение начинается с 10—20 июля. Цветочные стрелки ко времени обсеменения засыхают. Период летнего покоя длится около трех месяцев. Осеннее отрастание листьев начинается с октября. Растения зимуют с одним-двумя зелеными листьями. В замещающей луковице осенью формируются только зачатки листьев. Формирование соцветий и цветков происходит весной. Представители гемиэфемероидов по степени сформированности побегов в почках возобновления относятся к группе растений, у которых с осени полностью сформирована только вегетативная часть побега (вторая группа, по И. Г. Серебрякову).

Группа длительновегетирующих растений представлена корневищными видами. Характерной особенностью растений этой группы является способность к возобновлению вегетации осенью после периода летнего покоя или полупокоя. По своему составу группа длительновегетирующих растений неоднородна и распадается на две подгруппы — растения с коротким периодом летнего покоя (первая подгруппа) и растения с периодом летнего полупокоя (вторая подгруппа).

Длительновегетирующие растения с коротким периодом летнего покоя (первая подгруппа) являются луковичными (*Allium praescissum*, *A. turkestanicum*). Период вегетации длится до конца июля. Листья засыхают в первых числах июля, когда растения находятся еще в фазе отрастания цветоносных побегов. Цветочные стрелки остаются живыми, зелеными до вступления растения в фазу плодоношения. Подсыхание их происходит постепенно. Обсеменение начинается у этих видов в конце августа (*A. praescissum*, *A. turkestanicum*).

Осеннее отрастание листьев начинается в сентябре—октябре. Период летнего покоя длится полтора-два месяца. Представители этой подгруппы, так же как и предыдущей, по степени сформированности побегов в почках возобновления относятся ко второй группе, по Серебрякову.

Группа длительновегетирующих растений с периодом летнего полупокоя в районе наших наблюдений представлена только корневищными видами (*Allium galanthum*, *A. lineare*, *A. strictum*, *Iris scariosa*, *I. halophila*).

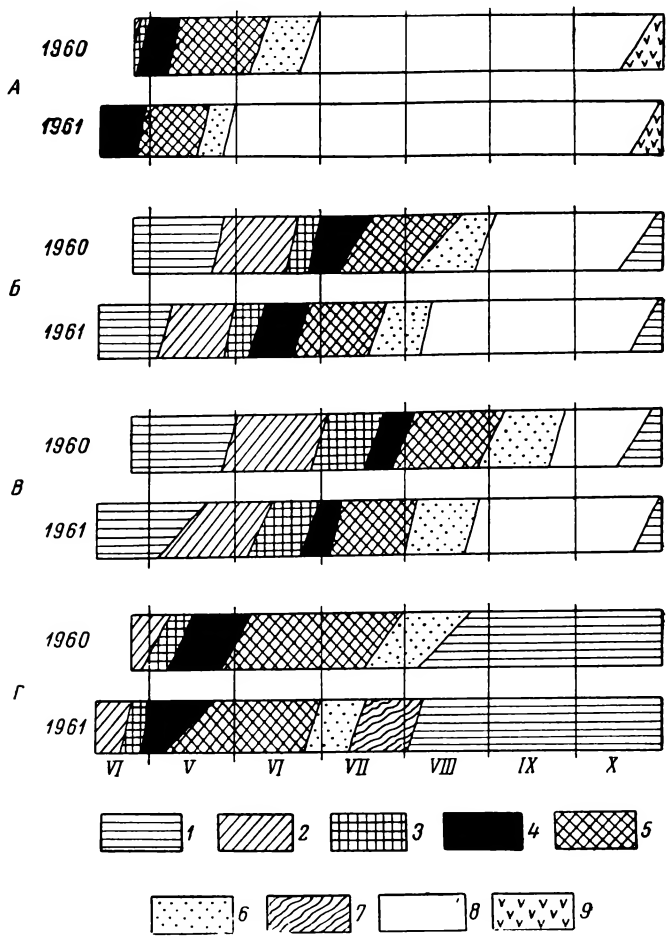
Вегетация их начинается с момента стаивания снега и продолжается до поздней осени. В наиболее засушливые годы в июне—июле наступает период полупокоя, когда живыми остаются лишь основания листьев, новые листья не образуются. В более или менее влажные годы рост листьев в летние месяцы не прекращается, но темпы роста очень замедляются.

Генеративные побеги начинают подсыхать вскоре после вступления растения в фазу плодоношения. Подсыхание происходит медленно, но к концу периода плодоношения цветоносные побеги высыхают полностью. С начала или середины июля, после выпадения летних осадков, снова начинается образование и рост листьев, не прекращающиеся до установления снегового покрова. По степени сформированности побега в почке возобновления часть длительновегетирующих растений с периодом летнего полупокоя можно отнести к первой группе, другую часть — ко второй. Несколько особняком стоят отнесенные нами к группе длительновегетирующих растений два вида спаржи (*Asparagus brachyphyllus* и *A. officinalis*). Отрастание из побегов начинается только в мае, вегетационный период длится до осенних холодов без перерыва. Осенью побеги полностью отмирают. По-видимому, спаржи по степени сформированности побега в почке возобновления следует отнести к группе растений, у которых с осени вегетативная часть побега сформирована не полностью (третья группа, по Серебрякову).

Отклонения в прохождении фенологических фаз определяются метеорологическими условиями года. Наиболее сильно отличались по погодным условиям 1960 и 1961 гг. Если 1960 г. характеризовался почти полным отсутствием засушливого периода, то 1961 г., наоборот, отличался засушливостью всего вегетационного периода. Более близкими к среднегодовым, с некоторым отклонением в сторону большей засушливости, являются метеорологические показатели 1961 г. При сравнении фенологических спектров этих лет (см. рисунок) видна резкая сдвинутость влево всего феноспектра 1961 г. Начало вегетации и всех последующих фаз в 1961 г. было на 15—20 дней раньше, чем в 1960 г. Прохождение фаз в засушливом 1961 г. совершалось быстрее. Особенно заметно влияние погодных условий на прохождение фаз цветения и обсеменения. В относительно влажном 1960 г. фазы цветения и обсеменения растянуты. В дни, когда выпадают осадки, цветки обычно не раскрываются. Растрескивание коробочек в фазу обсеменения происходит в сухую погоду. Начавшееся уже обсеменение может быть приостановлено выпадением дождя. Обсеменение тюльпанов в 1960 г. закончилось лишь в августе, а в 1961 г. к концу июня. Наличие или отсутствие фазы полупокоя у длительновегетирующих растений связано также с погодными условиями. Если в 1960 г. у большинства особей *Iris scariosa* и *Allium galanthum* период летнего полупокоя не был выражен, то в 1961 г. период полупокоя у этих видов начался уже с первых чисел июня. Следует отметить, что продолжительность периода полупокоя у видов, обитающих на склонах сопок и на равнине, неодинакова. Так, у *Iris scariosa* в мелкосопочнике отрастание новых листочков было отмечено уже в середине июля после выпадения небольшого количества осадков, а в чернополынных и полынно-дерновиннозлаковых сообществах равнин период полупокоя кончился у него лишь к концу июля—началу августа. Более быстрая реакция на выпадение осадков у растений, оби-

тающих в мелкосопочнике, очевидно, связана с более быстрым проникновением влаги в почву и с более поверхностным положением корневой системы. В равнинных же условиях корневая система проникает глубоко в почву; для смачивания почвы на такую глубину требуется гораздо большее количество осадков.

Итак, четырехлетние наблюдения над ритмом фенологического развития лилиецветных в опустыненных степях показали, что в сложении степных, пустынных, луговых сообществ и сообществ каменистых степей заметное участие принимает однодольное разнотравье, создающее в период цветения красочные аспекты. Отсутствие или слабая выраженность аспектов может быть вызвана неблагоприятными погодными



Фенологическое развитие некоторых лилиецветных в 1960 и 1961 гг.

А — Gagea pusilla; Б — Allium caesium; В — Allium turkestanicum; Г — Iris scariosa. 1 — вегетация; *2* — отрастание цветоносных побегов; *3* — бутонизация; *4* — цветение; *5* — плодоношение; *6* — обсеменение; *7* — полупокой; *8* — покой; *9* — появление ростков.

условиями в период формирования и развития генеративных побегов. По ритмам фенологического развития лилиецветные этого района отнесены нами к трем группам — группе эфемероидов, гемиэфемероидов и длительновегетирующих растений. Растения третьей группы подразделены на две подгруппы — с коротким периодом летнего покоя и с периодом летнего полупокоя. Большое влияние на фенологическое развитие растений оказывают метеорологические условия года, особенно количество осадков, выпадающих в вегетационный период.

Литература

Беспалова З. Г. и И. В. Борисова. (1960). Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению биологии степных и пустынных растений и возрастного состава их популяций. Прогр.-метод. зап. по биокомпл. и гео-

бот. изуч. степей и пустынь Центрального Казахстана. — Рачковская Е. И. (1961). Характеристика природных условий и растительности пустынностепного стационара. Матер. Казахстанск. конф. по пробл. «Биологич. комплексы районов нов. освоения, их рациональн. использование и обогащение». — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 II 1963).

Индекс 581.55 : 581.526.426(571.61)

А. А. Попов

О МИКРОГРУППИРОВКАХ В БРУСНИЧНО-ДОЛГОМОШНОМ ЛИСТВЕННИЧНИКЕ СРЕДНЕАМУРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

С 5 рисунками

Исследованием горизонтального расчленения растительных сообществ занимались Л. Г. Раменский (1937), М. Н. Сахаров (1950), Е. М. Лавренко (1951, 1952). Большое внимание этому вопросу уделяет в своих работах П. Д. Ярошенко (1931, 1942, 1953, 1958), которым разработано учение о микрогруппировках (микрофитоценозах) как об элементах горизонтального расчленения растительного сообщества.[1]

При исследовании заболоченных лиственничников левобережной части Средне-Амурской низменности мы провели опыт выделения и описания микрогруппировок в лиственничнике брусничнo-долгомошном. Это один из наиболее распространенных в Приамурье типов лиственничных лесов. Опыт ставился с целью выяснения лесоводственного значения различных микроусловий, которые отражаются микрогруппировками.

Объектом исследования были два участка брусничнo-долгомошного лиственничника (пробная площадка 1 — 1960, описание 16 — 1960). Участки эти располагаются на высоких надпойменных террасах р. Сельгон в Комсомольском районе Хабаровского края.

Микрорельеф образован небольшими возвышениями, валежом, подушками политрихума, реже сфагнума.

Древостой одноярусный, одновозрастный (150—154 года), состав 10 лиственницы, сомкнутость крон 0.6—0.7, полнота 0.5, бонитет IV, средняя высота 20 м, средний диаметр 20 см. Количество стволов на 1 га 500—600, запас 180—200 м³.

В подлеске: *Alnus fruticosa* (cop.$_3$) и *Betula ovalifolia* (sol.). Высота 0.8—3.0 м, сомкнутость 0.3. В кустарничково-травяном покрове: *Calamagrostis langsdorffii*, *Trientalis europaea*, *Smilacina dahurica*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. Доминирует *Vaccinium vitis-idaea*. В моховом покрове господствует *Polytrichum commune*.

На участках лиственничника брусничнo-долгомошного выделены следующие микроассоциации (типы микрогруппировок или микрофитоценозов): 1) Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea, 2) L. dahurica+Polytrichum commune, 3) L. dahurica+Sphagnum girgensohnii.

Пятна микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea занимают около 80—85% площади лесных участков, пятна микроассоциации Larix dahurica+Polytrichum commune около 15—19% и пятна микроассоциации Larix dahurica+Sphagnum girgensohnii около 1%. Приуроченность пятен микроассоциаций к определенным элементам микрорельефа показана на схематическом профиле (рис. 1).

Пятна микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea занимают слабо выраженные повышения, образованные минеральным грунтом. Площади пятен колеблются от 5 до 30 м².

Древостой в пятнах этой микроассоциации размещен группами и имеет, в общем, бóльшую сомкнутость, чем в пятнах других микроассоциаций. Подлесок образует *Alnus fruticosa* высотой 1.5—3.0 м и с сомкнутостью 0.2. В кустарничково-травяном покрове господствует *Vaccinium vitis-idaea* (soc.), встречаются *Ledum hypoleucum* (cop.$_1$), *Vaccinium uliginosum* (sol.), *Spiraea humilis* (sol.), *Rosa acicularis* (sol.), а из трав *Calamagrostis langsdorffii* (cop.$_1$), *Carex* sp. (sp.), *Majantheumum bifolium* (cop.$_1$—sp.), *Trientalis europaea* (sol.).

Моховой покров развит слабо, покрытие 5—10%. Образует его — *Pleurozium schreberi*. Торфообразования в микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea почти нет.

---

[1] В настоящей статье микрогруппировки и их типы — микроассоциации понимаются в смысле П. Д. Ярошенко (1958) как элементы горизонтального расчленения фитоценоза, содержащие все его ярусы.

Микроассоциация Larix dahurica+Polytrichum commune располагается в бывших микропонижениях, заполненных торфом.

Древостой меньшей сомкнутости, группового размещения стволов не наблюдается. Подлесок образует *Betula ovalifolia*, высота 0.8—1.5 м, сомкнутость 0.1. Кустарничково-травяной покров рассеянный: *Calamagrostis langsdorffii* (sp.—cop.$_1$), *Vaccinium vitis-idaea* (sp.), *Ledum palustre* (sp.), *Carex* sp. (sp.), *Trientalis europaea* (sp.), *Majanthemum bifolium* (sol.).

Моховой покров сплошной, покрытие 100%. Господствует *Polytrichum commune*, изредка встречается *Aulacomnium palustre*. Мощность торфяного слоя 10—20 см, степень разложения 30%, состоит торф в основном из остатков лиственницы и *Polytrichum commune*.

Микроассоциация Larix dahurica+Sphagnum girgensohnii образует пятна в бывших микропонижениях, заполненных торфом.

Древостой пятен этой микроассоциации представлен одиночными деревьями. Подлеска нет. Кустарничково-травяной покров беден по видовому составу, в нем отмечены: *Ledum hypoleucum* (sp.—cop.$_1$), *Calamagrostis langsdorffii* (sp.), *Carex* sp. (sol.), *Vaccinium vitis-idaea* (sol.), *Iris laevigata* (un.).

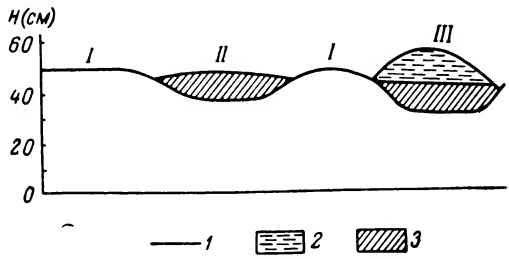


Рис. 1. Схематический профиль размещения микрогруппировок по микрорельефу в лиственничнике бруснично-долгомошном.

I — микроассоциация Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea; *II* — микроассоциация Larix dahurica+Polytrichum commune; *III* — микроассоциация Larix dahurica+Sphagnum girgensohnii. *1* — граница минеральной части почвы; *2* — очес; *3* — торф.

Моховой покров сплошной, покрытие 100%, из *Sphagnum girgensohnii*. Мощность торфяного слоя 20—30 см, степень разложения торфа 20%; состоит торф из остатков лиственницы, кустарничков, сфагнума и политрихума.

Измерение температуры почвы в микроассоциациях Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea, L. dahurica+Polytrichum commune и L. dahurica+Sphagnum girgensohnii

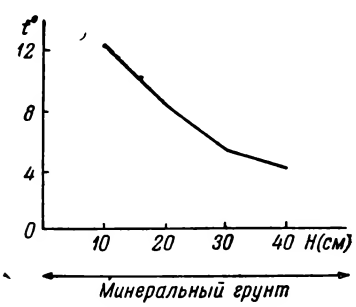


Рис. 2. Температура почвы под одним из пятен микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea в 17 ч. 8 июля 1960 г. Температура воздуха 29°, температура поверхности почвы 27.5°, сомкнутость древостоя 0.6, степень покрытия брусникой 80—85%, на глубине 50 см от поверхности почвы мерзлота (пробная площадка 1, 1960).

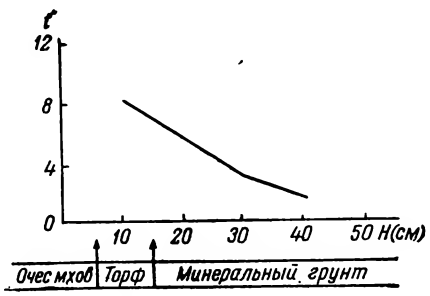


Рис. 3. Температура почвы под одним из пятен микроассоциации Larix dahurica+Polytrichum commune в 15 ч. 8 июля 1960 г. Температура воздуха 29.5°, температура на поверхности почвы 30°, сомкнутость древостоя 0.5, степень покрытия политрихумом 100%, на глубине 50 см от поверхности почвы мерзлота (пробная площадка 1, 1960).

(рис. 2, 3, 4) показало, что наиболее высокая температура в минеральном горизонте почвы наблюдается в микроассоциации L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea. Разница температуры почвы минерального горизонта колеблется от 1 до 12°; такая разница объясняется тем, что в пятнах микроассоциаций L. dahurica+Polytrichum commune и L. dahurica+Sphagnum girgensohnii под минеральным горизонтом почвы имеется теплоизоляционный слой, состоящий из очеса мхов и торфа. В микроассоциации L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea такого слоя почти нет, поэтому и почва в ней прогревается лучше и глубже, чем в двух других микроассоциациях.

Анализы хода роста лиственницы даурской по высоте (рис. 5) в микроассоциациях L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea и L. dahurica+Polytrichum commune показывают, что она лучше растет в первой микроассоциации. Относительно лучший рост деревьев

в ней объясняется тем, что корнеобитаемый слой почвы в микрогруппировках L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea оттаивает раньше, чем в микрогруппировках L. dahurica+Polytrichum commune, и деревья раньше начинают вегетацию. На ход роста деревьев лиственницы влияет также размер пятен этих микроассоциаций. Чем больше площадь пятна, тем лучше рост лиственницы (рис. 5, сравни анализы *I* и *II*). В микроассоциации L. dahurica+Polytrichum commune замечается обратное явление: чем больше площадь пятна, тем хуже рост лиственницы (рис. 5, анализы *III*, *IV* и *V*).

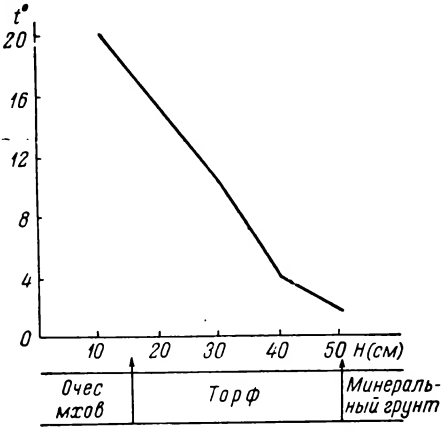


Рис. 4. Температура почвы под одним из пятен микроассоциации Larix dahurica+Sphagnum girgensohnii в 18 ч. 8 июля 1960 г. Температура воздуха 29°, температура на поверхности почвы 27.5°, сомкнутость древостоя 0.6, степень покрытия сфагнумом 90—100%, на глубине 50—55 см от поверхности очеса мерзлота.

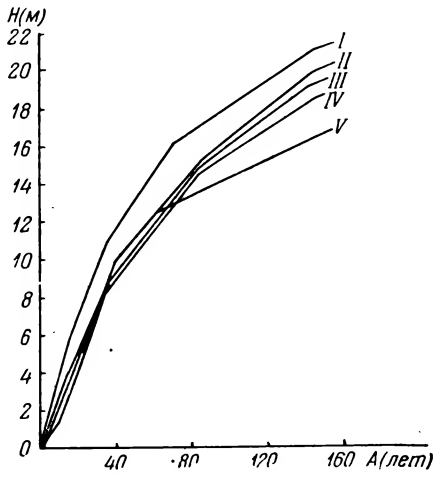


Рис. 5. Ход роста лиственницы даурской по высоте.

Анализ *I* — из центральной части пятна микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea размером 20 м²; анализ *II* — из центральной части пятна микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea размером около 5 м²; анализы *III* и *IV* — из микроассоциации Larix dahurica+Polytrichum commune с приблизительно равными площадями 8—10 м²; анализ *V* — из микроассоциации Larix dahurica+Polytrichum commune, размер которой около 18 м².

Естественное возобновление в микроассоциациях: L. dahurica +Vaccinium vitis-idaea и L. dahurica+Polytrichum commune протекает по-разному. Из таблицы видно, что количество всходов лиственницы в микроассоциации L. dahurica+Vaccinium

Количество всходов и подроста лиственницы даурской в долгомошно-брусничном лиственничнике

Категория возобновления	Возраст лет	Количество экземпляров на 1 га	
		микроассоциация Larix dahurica + Vaccinium vitis-idaea	микроассоциация Larix dahurica + Polytrichum commune
Всходы	1—4	20000	3000
Мелкий подрост	5—10	118000	63000
Средний подрост	11—20	—	—
Крупный подрост	21—40	100	—
Всего на 1 га	—	138100	66200

Примечание. Площадь учета возобновления к каждой микрогруппировке равна 100 м².

vitis-idaea почти в 7 раз больше, чем в микроассоциации L. dahurica+Polytrichum commune. Мелкого подроста в микроассоциации L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea почти в два раза больше по сравнению с микроассоциацией L. dahurica+Polytrichum commune. Средний по размерам подрост отсутствует в обеих микроассоциациях. По-

видимому, он погиб во время пожара, который был, судя по возрасту мелкого подроста и углям, встречающимся в лесной подстилке, приблизительно в 1950—1951 гг. Крупный подрост в небольшом количестве уцелел только в микроассоциации L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea. В микрогруппировках L. dahurica+Polytrichum commune вследствие того, что там имелся торф, прожигаемость корней подроста была сильней, чем в микрогруппировках L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea, поэтому он там и погиб. В обеих микроассоциациях имеется значительное количество обгоревшего, усохшего крупного подроста.

Нижние ярусы микрогруппировок L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea и L. dahurica+Polytrichum commune начали формироваться, по всей вероятности, одновременно с древостоем. По кривым хода роста древостоя (рис. 5) видно, что рост с момента его возникновения происходил в различных условиях. В одних условиях он был лучше (см. анализ *I*, микроассоциация L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea, рис. 5), в других — хуже (анализы *III*, *IV*, *V* микроассоциации L. dahurica+Polytrichum commune, рис. 5). Когда древостой достиг возраста 60—80 лет, условия роста его значительно ухудшились (рис. 5), по-видимому, за счет усилившегося к этому времени заболачивания. К этому периоду, вероятно, приурочено возникновения микроассоциации L. dahurica+Sphagnum girgensohnii. Микроассоциации L. dahurica+Polytrichum commune и L. dahurica+Sphagnum girgensohnii имеют явную тенденцию к дальнейшему развитию в лиственничнике брусничнo-долгомошном. Площадь этих гигрофильных микрогруппировок увеличивается за счет уменьшения площади психрофильных микрогруппировок L. dahurica+Vaccinium vitis-idaea. Это происходит в результате того, что под ними на небольшой глубине в течение продолжительного времени, а часто и всего лета, сохраняется промерзший слой. Наличие такого слоя приводит к переувлажнению, развитию торфянистого горизонта, заболачиванию.

Из всего сказанного можно сделать следующие выводы.

1. Микрогруппировки четко отражают микролокальные различия условий местообитаний внутри данного типа леса.

2. Эти различия в лиственничнике брусничнo-долгомошном существенны и имеют лесоводственное значение. Оно выражается в том, что рост лиственницы по высоте и ее возобновление зависят от локальных микроусловий. Так, в микроассоциации Larix dahurica+Vaccinium vitis-idaea рост лиственницы даурской по высоте и ее возобновление значительно лучше, чем в микроассоциации Larix dahurica+Polytrichum commune.

3. Усиление роли гигрофильных микрогруппировок показывает, что местообитание данного типа развивается в сторону усиления заболоченности. Можно предположить, что лиственничник брусничнo-долгомошный сменится в будущем более заболоченным типом леса, возможно, лиственничником ольхово-долгомошным.

Литература

Лавренко Е. М. (1951). О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. В сб.: Вопр. географ., 24. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей, как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геобот.), 8. — Раменский Л. Г. (1937). Учет и описание растительности (на основе проективного метода). Изд. 2-е. — Сахаров М. Н. (1950). Элементы лесных биогеоценозов. ДАН СССР, 71, 3. — Ярошенко П. Д. (1931). Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР. — Ярошенко П. Д. (1942). О таксономии растительного покрова в условиях пестрой мозаики горных стран. Бот. журн. СССР, 1—2. — Ярошенко П. Д. (1953). Основы учения о растительном покрове. изд. 2-е. — Ярошенко П. Д. (1958). К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. журн., 3.

Дальневосточный филиал
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 10 IV 1961)

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Индекс 581.9 : 019.941

А. И. Толмачев. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Изд. Ленингр. унив., 1962, 100 стр., 9 уч.-изд. листов. Тираж 2250 экз.

География растений относится к числу перспективных и интенсивно развивающихся разделов ботаники; знание ее основ необходимо каждому образованному биологу. Однако сводных, обобщающих работ и хороших учебных пособий на русском языке в этой области публикуется очень мало. В особенности это относится к разделу «Учение об ареалах». После превосходной монографии Е. В. Вульфа «Введение в историческую географию растений», опубликованной в 1932 г. небольшим тиражом и теперь практически недоступной для рядовых читателей (а среди них преобладают учащиеся высших учебных заведений), в нашей стране появлялось очень мало работ по теоретическим вопросам ареаловедения. В учебной литературе (В. В. Алехин «География растений», 3-е изд., 1950 и др.) учение об ареалах излагается слишком кратко, а методические вопросы картирования и анализа ареалов почти не освещаются; это, конечно, не соответствует современному уровню требований, предъявляемых высшей школой.

Рецензируемая книга, как указывает автор в предисловии, представляет собой первый раздел подготавливаемого им общего курса географии растений. Книга состоит из четырех глав. В первой главе дана формулировка понятия «ареал», рассматриваются случаи сплошного и прерывистого распространения растений, характеризуются размеры и формы ареалов, освещаются приемы картирования ареалов, затрагивается также вопрос об ареалах более низких, чем вид, таксономических единиц. Во второй главе ареал рассматривается как историческое явление, в его возникновении и развитии. Анализ ареалов систематических категорий, более высоких, чем вид, составляет содержание третьей главы. Заключительная, четвертая, глава посвящена палеоботаническим свидетельствам былого распространения растений и их интерпретации; здесь затрагивается также вопрос о типах ареалов и их классификации. Список литературы подразделен на две части: в первой указаны основные, руководящие труды и учебные пособия, а во второй — дополнительная литература, где упоминается преимущественно работы, использованные автором при подготовке книги, а также труды, затрагивающие принципиальные вопросы изучения ареалов. В приложении дан алфавитный указатель латинских названий растений, упомянутых в тексте. Книга иллюстрирована рядом фотоснимков растений и карт ареалов (всего 45 иллюстраций); некоторые карты оригинальны, другие заимствованы из наиболее достоверных источников (работы Э. Хультена, С. Мурбека и др.), причем во многих случаях в карты ареалов автором внесены существенные поправки и уточнения для территории СССР.

Автор книги, А. И. Толмачев, известен как участник и организатор ряда научных экспедиций, ботанических поездок и экскурсий, охватывающих разные районы нашей страны — от Карельского перешейка до Сахалина и от арктических островов в Северном Ледовитом океане до горных районов Средней Азии и Кавказа. По личным впечатлениям он знаком и с растительным миром ряда зарубежных стран (Канада, Западная экваториальная Африка, Индия). Большая и разносторонняя эрудиция автора, хорошее знание им флоры СССР и зарубежных стран, личный многолетний опыт работы по картированию и анализу ареалов растений (особенно аркто-высокогорных и таежных) способствовали успешному осуществлению стоявшей перед ним задачи. Поэтому опубликованная книга — не только учебное пособие, но и вполне современное, высококвалифицированное, хотя и лаконичное изложение основных положений ареаловедения с учетом новейших достижений в этой области. В то же время это хороший повод для дискуссии по теоретическим вопросам географии растений. Основные теоретические положения излагаются автором критически, по многим из них он высказывает свою точку зрения, внося более или менее существенные коррективы. Примеры, иллюстрирующие интересные и поучительные случаи распространения растений по земному шару, подобраны очень удачно, многие из них взяты из лич-

ного опыта автора или же критически осмыслены и проверены им. Ценно, что в книге освещаются методические вопросы изучения ареалов (выбор масштаба, приемы генерализации при составлении карт ареалов).

В то же время рассматриваемая книга не свободна от ряда недостатков. Основной из них — чрезмерная краткость, конспективность изложения некоторых ее разделов. Так, неоправданно краток очень важный для усвоения основ географии растений раздел о средствах и темпах естественного расселения растений; читая его, учащимся трудно выработать правильное представление хотя бы о масштабе тех расстояний, на которые могут переноситься различными агентами (птицами и другими животными, водой, ветром) жизнеспособные зачатки различных растений. Недостаточно освещена на конкретных примерах роль человека как агента распространения растений. Мало уделено внимания характеристике и интерпретации наиболее интересных межматериковых дизъюнкций ареалов растений. Чересчур кратко изложен раздел о типах ареалов и их классификации. В книге не оттенено практическое значение ареаловедения (в связи с биогеографическим районированием, интродукцией растений, учетом ресурсов полезных растений и т. п.).

Заглавия всех четырех глав слишком громоздки, как правило, каждое из них заключает 5—6 фраз. Названия глав можно было бы без ущерба сократить, от этого они приобрели бы бóльшую выразительность. Более углубленную расшифровку содержания глав в этом случае можно было бы перенести в подзаголовки или заголовки отдельных разделов. В первых двух главах дано слишком много громоздких подстрочных примечаний, иногда отвлекающих внимание читателя от основной канвы рассуждений автора. В других примечаниях, напротив, рассматриваются столь важные вопросы, что их содержание заслуживает перенесения в основной текст (например, изложение и критическая оценка концепции Уиллиса «возраст вида и ареал» в примечаниях на стр. 41—42). Читателю не ясно, почему изложение и критика учения Гуда о толерантности видов растений помещены в примечании на стр. 25, в то время как этим понятием автор часто оперирует на последующих страницах основного текста.

Понятие «ареал» автор на стр. 5 формулирует так: «Ареал — это часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид или г р у п п а р а с т е н и й» (разрядка моя, — *П. Г.*). Слова «группа растений» мало пригодны для столь ответственной формулировки; ведь речь здесь должна идти не о любом сочетании растений, а о т а к с о н о м и ч е с к и х к а т е г о р и я х различного ранга (род, семейство и т. п.).[1] В качестве примеров быстрого завоевания растениями новых территорий автор приводит расселение элодеи в Европе, опунции в Австралии и ели европейской (в послеледниковое время) в Фенноскандии. Первые два примера, конечно, не вызывают возражений, но третий наводит на размышления. Без ссылки на источник автор пишет по этому поводу на стр. 38 следующее: «В пределы теперешней Финляндии ель проникла с юго-востока не более 10—12 тысяч лет назад, в Швецию — значительно позже, через область Ботнического залива, затем в направлении к западу и юго-западу. Скорость продвижения ели по территории Фенноскандии, если оценивать „путь", пройденный ею за 10 тысяч лет, расстоянием от 1000 до 1500 км, определится в среднем величиной 100—150 м в год». Вероятно, эти рассуждения основаны на данных пыльцевого анализа торфяных отложений. Но ведь отсутствие пыльцы ели в нижних горизонтах изученных торфянников еще не доказывает безоговорочно, что ель в соответствующее их отложению время полностью отсутствовала в растительном покрове всей Фенноскандии; быть может в некоторых местообитаниях она на небольшой площади изредка встречалась, не являясь «ландшафтообразующей» породой. И в случае такого допущения «расчетная скорость» продвижения ели в Фенноскандии более приблизится к утвердившимся представлениям о биологоэкологических свойствах и реальных темпах расселения этой породы.

Не совсем точно охарактеризовано в тексте на стр. 43 распространение *Lloydia serotina* на Урале. Этот вид встречается не только на Полярном Урале, но и по всей высокогорной части Северного Урала, а оторванное местонахождение отмечено на Южном Урале (гора Иремель). Соответствующую поправку следует внести и в карту ареала (рис. 7). На стр. 31 (рис. 16) почему-то даны два почти идентичных фотоснимка папоротника *Osmunda cinnamomea*, к тому же из одного пункта на о. Сахалине; один из этих снимков следует исключить. Провинция Квебек в Канаде на стр. 78 названа на французский манер Кебек; отступление в этом случае от принятой у нас географической транскрипции (см. Атлас мира) не оправдано.

Конечно, перечисленные выше мелкие упущения не могут повлиять на высокую оценку рассматриваемой работы. Книга А. И. Толмачева, четко формулирующая основные положения ареаловедения на основе критической оценки мировой литературы и большого фактического материала, может быть рекомендована для широкого использования учащимися высших учебных заведений (университеты, педагогические, сельскохозяйственные и лесотехнические институты), где ведется препода-

[1] Это высказывание автора рецензии является спорным, существуют и такие понятия, как ареал жизненной формы, свиты характерных видов и т. д. *(Примечание редакции).*

вание географии растений или близких к ней дисциплин. Полезно будет это пособие преподавателям, научным работникам и аспирантам, а также работникам практики (растениеводам, интродукторам растений, лесоводам). Надо надеяться, что книга своим появлением будет содействовать привлечению новых сил к исследовательской работе в этой интересной области ботаники. К сожалению, ограниченный тираж далеко не соответствует большой потребности и спросу на это руководство. Поэтому рецензируемую книгу следует рекомендовать к переизданию с учетом имеющихся критических замечаний.

П. Л. Горчаковский.
(Получено 20 II 1963).

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР,
г. Свердловск.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Индекс 92

ЯРОСЛАВ ИВАНОВИЧ ПРОХАНОВ

(к 60-летию со дня рождения)

В 1962 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет научной, педагогической и общественной деятельности доктора биологических наук профессора Ярослава Ивановича Проханова. Я. И. известен в нашей стране и за ее пределами как один из виднейших ботаников-систематиков и таксономистов.

Я. И. родился в 1902 г. в г. Железноводске в семье инженера-технолога. Вырос он в Петрограде. Здесь в 1919 г. он завершил среднее образование.

1919—1921 гг. Я. И. провел в Закавказье. В Тбилиси под влиянием известного ботаника, профессора Закавказского университета Д. И. Сосновского Я. И. начал увлекаться ботаникой, которая стала делом всей его жизни. В эти годы он сделал свою первую флористическую находку, обнаружив новый для окрестностей Тбилиси вид *Monotropa hypopitys* L.

В 1921 г. Я. И. вернулся в Петроград и поступил на биологическое отделение Государственного университета. Руководителем его стал известный ботаник и прекрасный педагог В. Л. Комаров. Я. И. специализируется по морфологии и систематике растений. Вскоре он находит в окрестностях Петрограда ранее неизвестный вид *Lemna gibba* L.; результатом этого явился выход его первой печатной работы. Одновременно с учебой в университете Я. И. по приглашению В. Л. Комарова ведет научную работу в Главном ботаническом саду РСФСР (ныне Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР). Он обрабатывает коллекцию видов рода *Rubus* из Китая и Японии. В итоге этой работы было установлено 3 новых вида малины.

Научный энтузиазм Я. И., тогда еще студента, не остался незамеченным. После окончания им Университета, в 1924 г., В. Л. Комаров поручает ему обработку материалов по роду *Euphorbia*. В результате успешного выполнения этой работы Я. И. дал критический обзор молочаев Монголии и сопредельной части Китая и описал 5 новых видов молочая.

Летом 1926 г. Я. И. в составе экспедиции Академии наук СССР обследует высокогорную растительность хребта Хангая в Монгольской Народной Республике.

В дальнейшем он заинтересовался гербарными коллекциями рода *Allium*, и тщательно обработав ее, описал 5 новых видов дикого лука из Монголии и сопредельной

части Китая. Я. И., базируясь на учении Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений, установил, что возделываемые виды лука и чеснока в дальневосточных странах являются самобытными и возникли в китайском очаге земледелия от особых дикорастущих видов горного Китая. Вавилов не мог не заинтересоваться этими выводами. С того времени в исследовательской работе Ярослава Ивановича устанавливается регулярная связь с Вавиловым. А в 1929 г., по окончании аспирантуры у Комарова, Вавилов приглашает Я. И. на работу во Всесоюзный институт растениеводства для изучения мировой коллекции лука и чеснока. Результаты этой работы, подтвердившие прежние выводы Ярослава Ивановича, были подытожены в труде «К познанию культурных луков и чесноков Китая и Японии». Этот труд в 1940 г. был защищен как кандидатская диссертация.

В связи с поисками новых видов растительного каучуконосного сырья Я. И. по поручению Всесоюзного института каучуконосов начал в 1929 г. монографическую обработку молочаев Средней Азии, завершившуюся в 1933 г. опубликованием крупной работы «Систематический обзор молочаев Средней Азии». В среднеазиатских республиках был обнаружен 31 новый вид молочаев, установлены ареалы и условия произрастания молочаев Средней Азии, составлен ключ для их определения.

В 1931 г. в стенах Всесоюзного института растениеводства Я. И. приступил к одному из своих наиболее обширных исследований. Вавилов поручает ему ответственную и трудную работу: критическую, систематическую обработку мирового многообразия культурного хлопчатника и его диких родичей. Эта работа имела большое значение в связи с задачей создания в нашей стране мощной сырьевой базы для хлопчатобумажной промышленности. В течение многих лет Я. И. упорно собирает материал, ведет экспедиционные обследования, знакомится с опытными исследованиями по роду *Gossypium*. Основой его работы послужила собранная в нашей стране обширная мировая живая коллекция хлопчатника.

Первые итоги исследований рода хлопчатник в виде рукописи монографии Я. И. представил в 1940 г. на конкурс в докторантуру при Ботаническом институте АН СССР. Она получила одобрение и была утверждена в качестве темы докторской диссертации. Однако начавшаяся Отечественная война прервала прохождение докторантуры.

В годы войны Я. И. работает учителем биологии в сельской школе в Саратовской области. Видимо, это обстоятельство возбудило в нем интерес к педагогической работе. С лета 1944 г. Я. И. возглавил кафедру ботаники и физиологии растений во вновь открытом Буденновском (ныне город Прикумск) сельскохозяйственном институте (Ставропольский край). В тяжелых условиях военного и послевоенного времени он создает кафедру и налаживает учебный процесс. В эти годы Я. И., наряду с курсом ботаники, успешно осваивает и ведет вузовский курс физиологии растений с соответствующим практикумом.

Через четыре года, в связи с закрытием Буденновского сельскохозяйственного института Я. И. был переведен на работу в Ставропольский сельскохозяйственный институт в качестве заведующего кафедрой ботаники, где он проработал до 1952 г.

Все эти годы наряду с педагогической деятельностью Я. И. ведет обширную научную работу. Для XIV тома «Флоры СССР» им были критически обработаны род *Euphorbia* и семейство *Celastraceae*, для XV тома — род *Gossypium*, а для XXII тома — род *Lycopersicon*. При этом разрабатывается новая система рода молочай и дается описание 8 новых видов его, в семействе бересклетовых выделяется новый род *Kalonymus*. Одновременно Я. И. изучает флору Прикумского района Ставропольского края и публикует конспект флоры высших растений этого района.

В послевоенные годы Я. И. много внимания уделяет вопросам ботанической номенклатуры. Для нужд советских ботаников-систематиков он делает перевод с английского последовательных изданий Международных правил (кодекса) ботанической номенклатуры (1935 и 1956 гг.) и Международного кодекса номенклатуры для культурных растений (1953 и 1958 гг.). Я. И. становится общепризнанным авторитетом в области ботанической номенклатуры. На IX Международном ботаническом конгрессе в Монреале (Канада) он заочно избирается членом номенклатурного комитета по семенным растениям. В числе 12 членов комитета Я. И. участвует в определении судьбы названий родов, предлагаемых к сохранению (вопреки приоритету).

Однако главным в послевоенной научной деятельности Ярослава Ивановича было изучение хлопчатника. В 1947 г. он окончил свой многолетний труд «Хлопчатник и его дикие родичи», являющийся монографией этого рода во всем его мировом многообразии. Этот труд был представлен в качестве докторской диссертации и успешно защищен в апреле 1947 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

Я. И. на основе критического рассмотрения всех предыдущих систем и собственных данных разработал новую классификацию рода *Gossypium*, установил 5 новых видов хлопчатника. Эта монографическая работа по хлопчатнику получила всеобщее признание. За нее Ярославу Ивановичу Президиумом Академии наук СССР была присуждена премия имени академика В. Л. Комарова.

В мае 1949 г. Я. И. был утвержден в ученом звании профессора.

Последние 10 лет Я. И. возглавляет кафедру ботаники Дагестанского сельскохозяйственного института (г. Махачкала). Требовательный и взыскательный педагог передает студентам свою любовь к ботанике, свой энтузиазм ботаника-флориста.

Я. И. ведет научно-общественную работу, являясь организатором и руководителем Дагестанского отделения Всесоюзного ботанического общества.

В Дагестане Ярослава Ивановича привлекла богатая флора этой страны гор с ее контрастной природой. Много сил он отдает ее изучению. Можно надеяться, что эта работа в скором времени завершится крупным научным трудом о флоре Дагестана.

За 40 лет научной деятельности Ярославом Ивановичем описано 4 новых рода и 71 новый вид. Опубликовано 40 научных трудов. Высокая эрудиция, знание ряда современных и древних языков, большая работоспособность и энтузиазм, его научные достижения ставят Ярослава Ивановича в число видных советских ботаников-флористов и таксономистов.

Свое 60-летие Ярослав Иванович встречает в расцвете творческих сил.

Д. С. Омаров.

Дагестанский
сельскохозяйственный
институт,
г. Махачкала.

(Получено 18 II 1963).

Индекс 633.2/4 : 631.563.5 : 002.704.31

ХРОНИКА

В. С. Соколов и П. Ф. Медведев

СЕМИНАР ПО НОВЫМ КОРМОВЫМ СИЛОСНЫМ РАСТЕНИЯМ

Для выяснения состояния работы с новыми силосными растениями и ее координации дирекция Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) провела 26—28 февраля 1963 г. семинар-совещание научных работников и агрономов, занимающихся этими растениями.

На совещание прибыли представители 24 научных учреждений и Министерства сельского хозяйства РСФСР из 5 союзных республик и многих областей Российской федерации. Было заслушано около 30 сообщений. Из них отметим следующие: «Новые кормовые силосные растения, задачи их изучения и перспективы продвижения в практику сельского хозяйства» (В. В. Соколов, БИН, Ленинград), «Новые силосные растения и их значение в создании кормовой базы на Севере» (К. А. Моисеев, Филиал АН СССР, г. Сыктывкар Коми АССР), «Итоги и дальнейшее направление исследовательских и опытно-производственных работ с новыми кормово-силосными растениями в Белорусской ССР» (Н. В. Смольский и И. А. Кауров, Центральный ботанический сад АН БССР, г. Минск), «Биологические свойства и химический состав некоторых перспективных многолетних силосных растений в Мурманской области» (П. Д. Бухарин, Полярно-альпийский ботанический сад АН СССР, г. Кировск), «Результаты работы с новыми силосными кормовыми культурами в условиях Карелии за 1962 год» (Г. Н. Осипова, Карельский филиал АН СССР, г. Петрозаводск), «Интродукция дикорастущих силосных растений в условиях Западной Сибири» (В. Н. Гусева и Э. М. Шумова, Центральный Сибирский ботанический сад СО АН СССР), «Итоги и перспективы работы с мальвой и другими новыми кормовыми силосными растениями» (П. Ф. Медведев, Северо-Западный научно-исследовательский институт сельского хозяйства [С.-З. НИИСХ] пос. Сиверская Ленинградской области), «Опыт изучения новых силосных растений на Приекульской селекционной опытной станции» (А. Я. Робежниек, Латвийская ССР), «Итоги испытания новых для Буковины силосных растений — сильфии и горца сахалинского» (З. И. Грицак, Ботанический сад Черновицкого государственного университета), «Новые силосные растения, богатые белком, как дополнители кукурузы» (И. А. Руцкий и С. И. Петрович, Ботанический сад Воронежского государственного университета).

О работах по гречихе Вейриха сообщили: Л. Ф. Якимовская, а также И. И. Чекалинская (Центральный ботанический сад АН БССР, г. Минск), А. М. Черняева (Сахалинский комплексный институт СО АН СССР, г. Ново-Александровск), А. П. Якимов и Г. М. Балабас (БИН, Ленинград). О работах с борщевиком Сосновского сделали сообщения Н. А. Токарь (Житомирская контора пчеловодства), И. Б. Сандина (БИН, Ленинград). Об исследованиях окопника русского рассказал И. И. Астахов (С.-З. НИИСХ, пос. Сиверская), о катране сердцелистном — С. С. Харькевич (Центральный ботанический сад УССР, г. Киев) и Л. Ф. Некрасова (Киевская опытная станция по животноводству); о таране дубильном — И. А. Пипинис (Институт ботаники АН Литовской ССР, г. Вильнюс); о горце Сахалинском — В. А. Богомаз (Брянский технологический институт); о доннике и мальве — Н. В. Артюков (Лаборатория агрохимии, г. Еманжелинск Челябинской области); о топинамбуре и его гибридах с подсолнечником (топинсолнечник) — И. И. Марченко (Научно-исследовательский институт животноводства, г. Харьков) и В. К. Левин (Ботанический сад Мордовского государственного университета, г. Саранск); о козлятнике восточном, некоторых видах горца и люпине многолетнем — Ю. Н. Табачникова (Всесоюзный институт кормов, пос. Луговая Московской области).

Из заслушанных сообщений выяснилось, что количество изучаемых и проходящих опытно-производственные испытания новых силосных растений довольно велико, оно превышает 20 видов. Ряд растений проходит испытания во многих пунктах Советского Союза уже в течение ряда лет. Так, например, виды рода мальва в 1962 г. испытывались в 70 пунктах СССР. Довольно широко изучаются различные горцы — Вейриха, Сахалинский, Забайкальский, таран дубильный. В Мурманской и Ленинградской областях, в Коми АССР, Украинской ССР, на Житомирщине, в Белоруссии и некоторых других местах весьма положительно оценили высокую продуктивность и холодостойкость борщевика Сосновского и других видов этого рода.

Весьма хорошую оценку получил на Украине, в Киевской области (Станция животноводства), катран сердцелистный, а на Буковине (Черновицы, Ботанический сад университета) сильфия.

Многолетние испытания в С.-З. НИИСХ'е (ст. Сиверская) и в других научных и опытных учреждениях окопника шершавого свидетельствуют о большой перспективности и этого кормового силосного растения.

Особенно серьезных успехов по изучению и внедрению в культуру новых силосных растений добились в Филиале АН СССР Коми АССР. Здесь широко испытываются и уже используются: мальва, масличная редька, белая горчица, борщевик Сосновского, гречиха Вейриха, окопник шершавый, топинасолнечник. В ближайшие годы в республике будет производиться столько семян этих растений, сколько требуется для всех ее совхозов и колхозов, а кроме того, некоторая часть семян будет выделяться для размножения в других северных областях.

Кукуруза, бобы конские, сахарная свекла, горох не являлись предметом обсуждений на семинаре; хотя они изучались в различных научных учреждениях. Значение этих культурных растений, используемых для производства кормов, вполне определилось. Имеется много сортов этих растений, для них разработана специальная агротехника и посевы их планируются на миллионах гектаров.

На совещании получили всестороннюю оценку только новые и частично старые, но еще мало распространенные силосные растения, такие, как земляная груша, донник белый, масличная редька. Остановимся для примера на некоторых наиболее перспективных растениях.

Мальва — однолетнее растение из сем. Мальвовых. Отличается холодостойкостью, скороспелостью, урожайностью зеленой массы и семян в северных областях земледелия.

Средние урожаи зеленой массы мальвы мелюки 500—600 ц/га, мальвы курчавой 450 ц/га и мальвы мутовчатой 370 ц/га. В зеленой массе мальвы содержится (на сухой вес) протеина 17—20%, клетчатки 24—28%, белка 14—15%, зольных веществ 12—15%, безазотистых экстрактивных веществ 32—38%. В составе золы много кальция, калия, фосфата и железа. Силос из мальвы весьма полезен при откорме молодняка.

Мальва выдерживает осенние заморозки до минус5 —6° и хорошо растет в самые прохладные годы. Растение двухукосное. Первый укос обычно проводят в конце июля, а второй — в сентябре.

Горец или гречиха Вейриха — многолетнее растение из сем. Гречишных. Растение имеет вид очень крупного куста, со множеством стеблей и листьев. В отличие от гречихи сахалинской стебли у нее не деревенеют. Размножается семенами и корневищами. Удачные опыты ее разведения проведены в Мурманской и Ленинградской областях, в Коми АССР, в Латвии и Белоруссии, а также в других местах. Содержит много протеина, белков, витаминов и кальция. Поэтому силос из нее совместно с борщевиком или кукурузой является очень питательным и полезным для животных.

Урожайность зеленой массы гречихи Вейриха уже со второго года роста значительная — до 50—70 и более тонн с 1 га.

Земляная груша или топинамбур и гибриды ее с подсолнечником — топинасолнечник. Следует отметить, что это давно известное, но незаслуженно забытое растение и теперь его следует быстрее и шире размножать. Это весьма урожайная силосная и пастбищная (для свиней) культура. На силос используют надземную массу и клубни. Последние являются хорошим концентрированным кормом для всех животных, особенно для свиней, а также для птиц.

Зеленая масса земляной груши хорошо силосуется как в чистом виде, так и в смеси с другими растениями. Плантации ее используются 3—4 года подряд без особых затрат. Урожайность высокая — зеленой массы дает до 700 ц/га и больше, а клубней, в зависимости от раiона возделывания, до 350 ц/га. В клубнях земляной груши много инулина, кальция, фосфора, железа, что увеличивает их кормовую ценность.

Донник белый — двухлетнее, травянистое высокорослое бобовое растение. Отличается холодостойкостью, зимостойкостью, неприхотливостью при посеве на бедных легких и солонцеватых почвах. Двухукосное, имеет хорошую урожайность зеленой массы и семян. В нечерноземной полосе хорошо удается на почвах, богатых известью. Размножается семенами. Семена перед посевом нужно скарифицировать, так как среди них много твердых, не прорастающих в год посева.

Донник имеет значение как силосная, сеноукосная, парозанимающая, пастбищная, медоносная и сидерационная культура.

Это уже не новая культура. Производственные посевы его известны давно в Западной Сибири, Казахстане, в Поволжье, на Северном Кавказе и в Прибалтийских республиках.

Окопник шероховатый или комфрей — многолетнее растение из семейства Бурачниковых. Уже в мае—июне дает высокий урожай зеленой массы, богатой белком, особенно охотно поедаемой свиньями в свежем и силосованном виде. Хорошо отрастает после скашивания и за лето дает несколько укосов.

Растение имеет форму крупного, хорошо облиственного куста. Размножается семенами и отрезками корней. Семена у него созревают весьма неравномерно и легко осыпаются, поэтому сбор их затруднителен. Использование зеленой массы окопника начинается со второго года жизни и продолжается до 10 и более лет. Урожайность 40—60 тонн зеленой массы с га. Окопник — хороший медонос. Разводится как кормовое растение во многих странах.

Борщевик Сосновского — многолетнее растение из семейства Зонтичных. Имеет огромные, до 1 м длины, листья и цветоносный стебель, достигающий 3 и более метров в высоту. На Кавказе в ряде районов, например в Кабардино-Балкарской АССР, его давно силосуют в смеси с разными травами. Опыты по выращиванию борщевика Сосновского и скармливанию его животным ведутся в Мурманской и Ленинградской областях, в Коми АССР, в Белоруссии, на Украине и в других местах СССР.

Достоинствами борщевика Сосновского являются прежде всего его холодостойкость и зимостойкость (он без вреда переносит заморозки до —7°), затем высокая урожайность зеленой массы, достигающая на втором году его жизни 100 и более тонн с гектара, рост в течение многих лет подряд без пересева плантаций, его раннеспелость (созревает в мае—июне) и отличная силосуемость. Все эти качества выдвигают борщевик Сосновского среди силосных растений на одно из первых мест.

Химический состав борщевика Сосновского своеобразен. В нем много сахаров (около 3%), что обеспечивает его хорошую силосуемость, много витаминов А и С, протеина (16—18%), белка (12%), жира (3%), углеводов (15%). Однако фурокумаринов, несмотря на то что они имеют важное медицинское значение, является его отрицательным свойством как кормового растения. Эти вещества, попадая в виде капель сока растения на кожу человека, вызывают повышение ее чувствительности к солнечным лучам. В результате этого через несколько часов или через 1—2 суток на коже появляются водяные пузыри, напоминающие ожоги (эти пузыри, если их не вскрыть, через 1—2 недели обычно опадают). Поэтому рекомендуется при уборке борщевика на силос принимать меры предосторожности — надевать рукавицы и сапоги, а уборку производить при помощи машины в менее солнечную погоду.

Сильфия — многолетнее травянистое растение из семейства Сложноцветных. Это новое силосное растение, изучаемое на Западной Украине, отличается зимостойкостью, ранним отрастанием, хорошей отавностью, высоким урожаем зеленой массы, устойчивостью к переувлажнению почвы, длительным периодом хозяйственного использования (не менее 10 лет). Многолетнее растение достигает высоты 1.5 и более метров.

Сильфия размножается семенами и отрезками корневищ. Семена сравнительно крупные — вес 1000 штук 26 г. Лучше производить подзимний или ранневесенний посев. Урожай зеленой массы первого укоса свыше 100 т, а второго — около 80 т/га.

К почве растение не требовательно. Возможность посева сильфии на пойменных почвах с близким стоянием грунтовых вод увеличивает ее ценность как силосного растения.

Все участники семинара пришли к единому мнению, что следует усилить поиски новых перспективных силосных растений и не только во флоре СССР, но и в других странах. Для поисков силосных растений в Советском Союзе имеются благоприятные возможности. Во флоре Дальнего Востока, на Сахалине, Камчатке, в Уссурийском крае, а также на Кавказе и в Алтайском крае, несомненно могут быть выявлены перспективные силосные растения. Это подтверждает наличие таких перспективных силосных растений, как гречиха Вейриха, маралий корень, белокопытник.

Какие растения нам необходимы? Они должны быть высокоурожайными (по зеленой массе), иметь хорошее семенное размножение, рано созревать, а также содержать достаточное количество питательных веществ. Содержание сахаров в них должно соответствовать так называемому «сахарному минимуму», что позволит хорошо силосовать растительную массу. В различных географических зонах эти растения должны обладать зимостойкостью, холодостойкостью или засухоустойчивостью и давать высокие урожаи зеленой массы при летнем и осеннем сроках силосования.

Поисками и первичной интродукцией новых силосных растений должны заняться многочисленные ботанические учреждения — институты, сады, кафедры, различных институтов, а ввоз семенного материала из-за границы должен осуществлять Всесоюзный институт растениеводства.

Для более успешной и целеустремленной работы с новыми силосными растениями участники семинара разработали рекомендательные списки, в которых указаны наиболее перспективные растения, а также учреждения, в которых желательно проводить их исследования и испытания и по каким направлениям. Если эти списки дойдут до широкой общественности и будут подвергнуты широкому и всестороннему обсуждению, то на втором совещании по силосным растениям, которое намечено провести в 1964 г. в г. Минске, могут быть составлены более совершенные списки.

Совещание в своем постановлении отметило важность развертывания в сельскохозяйственных научных учреждениях работ по всестороннему изучению перспективных силосных растений, их биологии и химического состава, возделывания, по механизации ухода и уборки, организации географических испытаний, а также по селекции и семеноводству, зоотехнической оценке и разработке способов силосования.

Совещание показало, что в различных частях обширной территории Советского Союза ведется довольно плодотворная, весьма полезная работа, способствующая укреплению кормовой базы и повышению продуктивности животноводства. Многие новые силосные растения выходят на поля колхозов и совхозов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 IV 1963).

SEPTEMBER 1963
BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

ORIGINAL ARTICLES.

M. F. Danilova. On the principles of the conducting system structure in the dicotyledon seedlings. (8 textfigures) 1249

Z. G. Bespalova and **I. V. Borisova.** Phenological observations in steppe communities with the consideration of the morphology and biology of plants. (4 textfigures) 1271

A. E. Katenin and **V. F. Shamurin.** Reproduction of some trees and shrubs on the burns in the vicinity of Korf Gulf (Koryak Territory). (7 textfigures) . . 1282

J. E. Petrov. Development of conceptacles in *Ascoseira mirabilis* Skottsb. and the origin of *Cyclosporeae.* (3 textfigures) 1298

A. P. Khokhriakov. Peculiar biologo-morphological features of the genus *Eremurus* as related to its origin and evolution. (2 textfigures) 1310

A. V. Dombrovskaya. Distribution of radiate and stratose lichens in the main types of the vegetational cover in the Khibiny mountain massif 1321

CONTRIBUTIONS TO THE NATIONAL ECONOMY OF THE U. S. S. R.

T. P. Nadezhina. Glycirrhizine content in the roots and rhizomes of *Glyzirrhiza* (1 textfigure) 1332

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH. 1338

V. N. Golubev. A contribution of the methods of estimation of the absolute yield of the superterranean part of the grass cover in the meadow-steppe. 1338

REPORTS 1346

B. T. Matiyenko. Micro-carpology of *Cucurbitaceae.* Anatomy of fruits of the squirting-cucumber (*Ecbalium elaterium* [L.] A. Rich.) and *Momordica charantia* L. (2 textfigures). (1346).—**E. N. Ivanskaya.** Principles of constructional mechanics in plant structure, as exemplified by some high-mountain rockfoils (*Saxifraga* L. spp.). (1 textfigure). (1353). — **A. S. Dariyev.** Morphologo-anatomical structure of cotyledons of some cotton (*Gossypium* L.) species. (4 textfigures). (1355).—**T. V. Daletzkaya.** On the possible causes of the physiological dwarfing of plant embryos. (4 textfigures). (1361).—**U. I. Berkhin.** Anatomy of vegetative organs of two tetraploid wheat (*Triticum* L.) species. (3 textfigures). (1369).—**K. V. Kiseleva** and **S. M. Razumovsky.** On some principles of distribution of the flora among plant communities. (3 textfigures). (1373).—**G. S. Zhukova.** On the qualitative composition of the plastid pigment complex of green embryos of *Vicia faba* var. *major* Harz. (1 textfigure). (1380).—**D. Tolibekov.** Photochemical reaction of the transformation of xanthophylls in the reconstructed system. 2. (1383). — **G. A. Khalin.** The effect of the hardening régime on the frost resistance of forage grasses. (1385).—**T. A. Popova.** Phenological development of *Liliiflorae* in the Central Kazakshstan. (1 textfigure). (1389).—**A. A. Popov.** On the micro-associations in the Laricetum polytrichosum vacciniosum of the Middle-Amur Plain. (5 textfigures). (1394).

REWIEWS 1398

P. L. Gorchakovsky. *A. I. Tolmachev.* Fundamentals of the theory of distribution areas. 1962. (1398).

PERSONALIA 1401

D. S. Omarov. Yaroslav Ivanovich Prokhanov (for his 60th birthday) (with a portrait). (1401).

CHRONICLE 1404

V. S. Sokolov and **P. F. Medvedev.** New ensilage forage plants. (1404).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

М. Ф. Данилова. О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. (С 8 рис.) 1249

З. Г. Беспалова и И. В. Борисова. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений. (С 4 рис.) 1271

А. Е. Катенин и В. Ф. Шамурин. Возобновление некоторых древесных и кустарниковых пород на гарях в районе залива Корфа (Корякская земля). (С 7 рис.) 1282

Ю. Е. Петров. Развитие концептакулов у *Ascoseira mirabilis* Skottsb. и происхождение фукусовых водорослей (*Cyclosporeae*). (С 3 рис.) 1298

А. П. Хохряков. Биолого-морфологические особенности рода эремурус в связи с его происхождением и эволюцией. (С 2 рис.) 1310

А. В. Домбровская. Распределение кустистых и листоватых лишайников в основных типах растительного покрова Хибинского горного массива . . 1321

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ

Т. П. Надежина. О содержании глицирризина в солодковых корнях и корневищах (С 1 рис.). 1332

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1338

В. Н. Голубев. К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи. 1338

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 1346

Б. Т. Матиенко. Микрокарпология тыквенных. Анатомия плодов бешеного огурца (*Ecballium elaterium* [L.] A. Rich) и момордики (*Momordica charantia* L.). (С 2 рис.). (1346).—**Э. Н. Иванская.** Строительно-механические принципы строения растений на примере некоторых высокогорных камнеломок. (С 1 рис.). (1353).—**А. С. Дариев.** Морфолого-анатомическое строение семядолей некоторых видов хлопчатника. (С 4 рис.). (1355).—**Т. В. Далецкая.** О возможных причинах физиологической карликовости зародышей. (С 4 рис.). (1361). — **Ю. И. Берхин.** Анатомия вегетативных органов двух тетраплоидных видов пшениц. (С 3 рис.). (1368).—**К. В. Киселева и С. М. Разумовский.** О некоторых закономерностях в распределении флоры по растительным сообществам. (С 3 рис.). (1373).—**Г. Я. Жукова.** О качественном составе пигментного комплекса пластид зеленых зародышей конских бобов. (С 1 рис.). (1380).—**Д. Толибеков.** Световая реакция превращения ксантофиллов в реконструированной системе. Сообщение 2. (1383).—**Г. А. Халин.** Влияние режимов закаливания на морозоустойчивость кормовых злаков (1385). — **Т. А. Попова.** Фенологическое развитие лилиецветных в центральном Казахстане. (С 1 рис.). (1389).—**А. А. Попов.** О микрогруппировках в бруснично-долгомошном лиственничнике Средне-Амурской низменности. (С 5 рис.). (1394).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1398

П. Л. Горчаковский. *А. И. Толмачев.* Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). 1962. (1398).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1401

Д. С. Омаров. *Ярослав Иванович Проханов.* (К 60-летию со дня рождения). (С 1 портретом). (1401).

ХРОНИКА 1404

В. С. Соколов и П. Ф. Медведев. Семинар по новым кормовым силосным растениям. (1404).

Подписано к печати 3/IX 1963 г. М-19400. Бумага 70×108¹/₁₆. Бум. л. Печ. л. 10=13,7 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16,71. Тираж 2850. Зак. 273.

1-я тип. Издательства АН СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12